ISSN 0181-1568

CRYPTOGAMIE

ALGOLOGIE

TOME 12 Fascicule 2 1991

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12, RUE BUFFON, 75005 PARIS



PUBLICATION TRIMESTRIELLE

Mai 1991

MANUSCRITS

Les recommandations aux auteurs sont publiées dans le premier fascicule de chaque tome. Les auteurs sont priés d'adresser leurs manuscrits (en trois exemplaires) au Directeur-Rédacteur de *Cryptogamie, Algologie*, Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12 rue Buffon, 75005 Paris.

Les tirages à part et les illustrations sont à la charge des auteurs.

ABONNEMENTS ANNUELS
Tome 12, 1991

CRYPTOGAMIE comprend trois Sections:
Algologie, Bryologie-Lichénologie, Mycologie.

Abonnement à l'une ou l'autre Section pour 1991:
France .... (326 F ht) 332,85 F ttc
Étranger .... 357,00 F

Abonnement aux 3 Sections pour 1991:
France .... (918 F ht) 937,28 F ttc
Étranger .... 1000,00 F

Prière de bien vouloir envoyer le montant par chèque bancaire ou par chèque postal libellé à l'ordre de : A.D.A.C. - CRYPTOGAMIE (CCP La Source 34 764 05 S), et adressé à:

A.D.A.C. - CRYPTOGAMIE
12, rue Buffon, F-75005 Paris.

Cryptogamie, Algologie est indexé par *Aquatic Sciences Fisheries Abstracts Part 1, Biological Abstracts, Chemical Abstracts, Current Contents, Marine Science Contents Tables (F.A.O.)*, Publications bibliographiques du CDST (Pascal).

CRYPTOGAMIE
ALGOLOGIE

TOME 12 Fascicule 2 1991

Anciennement REVUE ALGOLOGIQUE
Fondée en 1922 par P. ALLORGE et G. HAMEL
Directeur-Rédacteur : P. BOURRELLY
Éditeur : A.D.A.C.

SOMMAIRE





CRYPTOGAMIE, ALGOLOGIE

Tome 12 Fascicule 2 1991

CONTENTS

Bernadette CARAM
(1916-1990)



Née au Caire (Egypte) d'une famille d'origine libanaise, elle est la dernière de sept enfants; on la prénomme Marie-Bernard, mais elle se fera toujours appeler Bernadette. Toute son enfance et son adolescence se passent au Caire, où elle reçoit une solide formation classique dans une institution française. Après son mariage au Caire en 1936, elle suit son mari en France, en Suisse, au Danemark et seconde celui-ci, correspondant du journal "Le Temps", dans ses activités journalistiques. Mais elle se sent attirée par les choses de la nature et surtout par le monde végétal; à Genève, où elle entreprend des études supérieures, elle est enthousiasmée par l'enseignement de R. Chodat et elle y obtient la Licence; à Copenhague, elle prend contact avec le milieu marin et avec les algues.

C'est à l'étude des algues qu'elle va, dès le début des années cinquante, consacrer son activité. Séparée de son mari, elle fréquente différentes institu-

tions, dont le Laboratoire de Cryptogamie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et son antenne de Dinard, l'Université de Göteborg et surtout le Laboratoire de Botanique de l'Université de Copenhague. Pendant cette période, l'instabilité de sa situation se double d'impécuniosité en dépit d'une bourse obtenue du Gouvernement danois en 1953 et d'une allocation du Fonds national de Recherches pures du Danemark en 1954. Mais en compensation de ces difficultés, elle a l'opportunité de faire la connaissance de botanistes, surtout nordiques, qui vont jouer un rôle déterminant dans sa formation scientifique, notamment J.B. Petersen, J. Christensen, T. Levring, G. Michanek et S. Lund. Ce dernier est en grande partie responsable de son orientation vers les algues brunes qui se concrétise par des recherches sur le cycle de développement du *Chordaria flagelliformis* menées au Laboratoire de Botanique de Copenhague. En août 1951, elle a rencontré à Banyuls J. Feldmann qui l'a très vivement encouragée et lui a d'autre part suggéré de poser sa candidature auprès du Centre National de la Recherche Scientifique en lui proposant en même temps une place de travail dans son propre laboratoire.

En 1955 elle est acceptée au C.N.R.S. où elle a ensuite accompli toute sa carrière scientifique; elle devient membre du Laboratoire de J. Feldmann. Désormais l'essentiel de son temps va être partagé entre le Laboratoire de Paris et de fréquents et souvent longs séjours dans les stations marines de France, surtout à Roscoff, Banyuls et Villefranche, ces séjours en bord de mer étant rendus indispensables par ses recherches. C'est grâce aux cultures, dont elle a introduit en France des méthodes modernes, qu'elle a réussi à élucider le cycle de développement de nombreuses Phéophycées. Les principaux résultats forment la matière de la Thèse d'Etat qu'elle soutient à Paris en 1964.

Ensuite, mais sans mettre fin à ses patients travaux essentiellement basés sur des cultures, elle tend à diversifier son activité scientifique. Elle effectue plusieurs missions à l'étranger, notamment en Islande en 1971 où, au cours d'un périple sur le terrain, elle contribue à la mise à jour de l'inventaire des algues marines de l'île; en 1974 elle est à Cuba, dans le cadre d'une coopération de formation.

En 1975, elle s'installe à la Station marine de Villefranche-sur-mer, y entreprend des travaux de microscopie électronique, collabore avec des chercheurs de l'I.N.S.E.R.M. en quête de substances naturelles médicalement actives. Même après sa retraite, elle a poursuivi bénévolement cette collaboration, jusqu'à l'approche de la mort, survenue le 23 mai à l'issue d'une implacable maladie qu'elle a subie avec lucidité et, jusqu'au bout, avec courage et dignité.

Chez ceux qui l'ont approchée, Bernadette Caram laissera le souvenir d'une personnalité hors de pair par des qualités morales remarquables s'ajoutant à ses qualités de chercheur scientifique. De caractère égal et d'une nature apaisante, elle avait dans son entourage professionnel le don de créer une ambiance chaleureuse et accueillante, tant envers ses collègues qu'envers les visiteurs français et étrangers qu'elle excellait à mettre à l'aise. Elle ne pouvait entrevoir une détresse sans chercher à la soulager; nombreux ont été ceux qui, dans des moments de découragement, ont trouvé auprès d'elle compréhension

et réconfort. Chez tous ceux qui l'ont connue, sa disparition a été douloureusement ressentie.

Francis Magne
Marie-France Simon

Les auteurs remercient Annie Boillot pour la communication très appréciée de documents.

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES DE B. CARAM:

1954 - Sur l'alternance de générations chez *Chordaria flagelliformis*. VIIIe Congr. Int. Bot. (Paris), C.R. Séances Rap. Comm. Secti. 17: 15-17.

1955 - Sur l'alternance de générations chez *Chordaria flagelliformis*. *Bot. Tidsskr.* 52: 18-36.

1957 - Sur la sexualité et le développement d'une Phéophycée: *Cylindrocarpus berkeleyi*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 245: 440-443.

1961 - Sur l'alternance de générations et de phases cytologiques chez le *Sauvageaugloia griffithsiana*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 252: 594-596.

1964 - Sur la sexualité et l'alternance de générations d'une Phéophycée, le *Striaria attenuata*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 259: 2495-2497.

1965 - Recherches sur la reproduction et le cycle sexué de quelques Phéophycées. *Vie et Milieu* 16: 21-226.

1970 - (CARAM B. & NYGREN S.). A propos de la reproduction comparée en France et en Suède d'une Phéophycée-Phéosporée, le *Striaria attenuata*. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 20: 130-135.

1972 - Le cycle de reproduction des Phéophycées-Phéosporées et ses modifications. *Bull. Soc. Bot. France, Mém.:* 151-160.

1972 - (CARAM B. & JÓNSSON S.). Nouvel inventaire des algues marines de l'Islande. *Acta Bot. Isl.* 1: 5-31.

1973 - (CARAM B. & JÓNSSON S.). Sur la présence de *Derbesia marina* (L.) Kjellm. en Islande. *Acta Bot. Isl.* 2: 25-28.

1975 - Sexual reproduction and parthenogenesis in *Cutleria adspersa* from the French mediterranean coast. 12ème Congr. Intern. Botanique. *Colloquia Botanicorum, Leningrad:* 1975 (Abstracts): 36.

1975 - Aspects ultrastructuraux de la spermatogenèse chez le *Cutleria adspersa* (Phéophycées, Cutlériales) de la côte méditerranéenne française. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 281D: 1089-1092.

1977 - Quelques observations nouvelles sur le cycle de reproduction du *Cutleria adspersa* (Mert.) De Notaris (Phéophycées, Cutlériales) des côtes françaises. *Rev. Algol.* n.s. 12 (1-2): 87-99.

1979 - (CACHON M. & CARAM B.). Symbiotic green alga *Pedinomonas symbiotica* in the Radiolarian *Thalassolampa margarodes*. *Phycologia* 18: 117-184.

1982 - (BOILLOT A., CARAM B. & MEINESZ A.). Sur l'*Acrothamnion pressei*, Rhodophycée nouvelle pour la flore française. *Cryptogamie, Algol.* 3: 21-24.

1984 - (MOREAU J., PESANDO D. & CARAM B.). Antifungal and antibacterial screening of Dictyotales from the French mediterranean coast. *Hydrobiologia* 116/117: 521-524.

1988 - (MOREAU J., PESANDO D., BERNARD P., CARAM B. & PIONNAT J.C.). Seasonal variations in the production of antifungal substances by some Dictyotales (brown algae) from the French mediterranean coast. *Hydrobiologia* 122: 157-162.

Cryptogamie, Algol. 1991, 12 (2): 83-85

Professeur William Randolph TAYLOR (1895-1990)



Le Professeur William Randolph Taylor le 25 juin 1954, à Banyuls-sur-mer (Pyrénées Orientales, France) lors de l'excursion préliminaire au VIIIe Congrès International de Botanique. (photo Marie-France Simon)

Wm. Randolph TAYLOR est décédé le 11 novembre dernier à Ann Arbor (Michigan), à quelques semaines de son 95ème anniversaire, après une courte maladie.

Dès son enfance (à Philadelphie) il a été captivé par les choses de la nature et, alors qu'il semblait destiné à une carrière de médecin comme son père,

c'est vers la botanique qu'il se tourna en définitive. Un moment mobilisé dans l'armée américaine pendant la première guerre mondiale, il obtint son PhD. en Botanique en 1920 à l'Université de Pennsylvanie. Il entra au service de celle-ci, puis fut nommé en 1930 Professeur à l'Université du Michigan qu'il ne devait plus quitter jusqu'à sa mort, continuant après sa retraite en 1966 à occuper une place ménagée pour lui au laboratoire. Jusqu'à la fin il y a poursuivi une recherche toujours active entrecoupée de voyages d'exploration, totalisant ainsi 70 années consacrées à la biologie végétale. Ses collections, ses carnets de notes et sa volumineuse correspondance scientifique sont conservés à l'Université à Ann Arbor.

W. Randolph Taylor nous est présentement connu surtout par ses travaux sur les algues marines; cependant, c'est par des études de cytologie, de caryologie et de cytogénétique consacrées à des Phanérogames qu'a débuté sa carrière de chercheur. Mais l'examen d'algues dulçaquicoles récoltées par lui-même en Colombie Britannique, ainsi qu'un autre matériel de même nature provenant de Terre-Neuve et qui lui fut confié, l'incitèrent un temps à s'intéresser au phytoplancton d'eau douce. Une invitation de la Carnegie Institution à établir un catalogue des algues marines des Dry Tortugas (Floride) lui fit découvrir, à travers la richesse inattendue des récoltes, combien ce domaine nouveau pour lui présentait d'intérêt: le simple catalogue projeté devint en fait un volume publié en 1928 et dès lors W.R. Taylor se spécialisa dans la systématique et la floristique des algues marines.

Il fut d'ailleurs dès le début très encouragé dans cette voie par l'étude des matériaux rapportés d'Amérique du Sud par les expéditions de l'"Hassler" (1872) et de l'"Albatross" (1888), et par sa participation à deux (1942 et 1945) des expéditions organisées en zone tropicale, dans l'Atlantique et le Pacifique, par le capitaine Allan Hancock. Peu après (1946), il eut à assurer la partie botanique de l'enquête menée à Bikini sur les effets des explosions atomiques sur la végétation. A ceci est venu s'ajouter l'étude de nombreuses récoltes rapportées par de multiples expéditions océanographiques et provenant d'horizons divers. Il en est résulté des monographies de genres difficiles *(Turbinaria, Sargassum, Caulerpa, Halimeda)* et surtout des livres présentant l'état des connaissances sur la flore marine de régions déterminées: *The marine algae of Florida* (1928), *Marine algae of the northeastern coast of North America* (1937, 1957, 1962), *Plants of Bikini* (1950), *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas* (1960), qui se sont tous révélés d'excellents outils de travail. Il s'y ajoute enfin près de 140 articles originaux dans des revues variées dont la *Revue algologique* à laquelle il fut un des premiers à contribuer.

A cette carrière scientifique bien remplie, il a joint une activité d'enseignement non moins remarquable et, en particulier, il a assuré durant bien des années des cours d'été de botanique marine à la station biologique de Woods Hole; il a été l'un des hôtes les plus assidus de cette dernière, y séjournant au moins une partie de l'été chaque année (sauf deux), de 1917 à tout récemment. Il a formé de nombreux élèves et beaucoup de ceux qui ont préparé leur thèse sous sa direction sont devenus des chercheurs de premier plan dans notre dis-

cipline. Il a fait partie, comme membre à vie, des conseils d'administration du Laboratoire de Woods Hole et de la Station biologique des Bermudes.

Il a été membre de nombreuses sociétés scientifiques, dont: International Phycological Society, Phycological Society of America (dont il fut l'un des membres fondateurs et le second Président), British Phycological Society, Société Phycologique de France, Botanical Society of America, American Society of Plant Taxonomists, Association of Tropical Biology, Linnean Society of London...

Il a été l'objet de nombreuses distinctions; entre autres, de la Médaille d'or G.M. Smith en Phycologie décernée par la National Academy of Sciences, de la Médaille Retzius de la Société Royale Physiographique de Suède, du Prix du Mérite de la Botanical Society of America. Il a été élu Membre de l'American Academy of Arts and Sciences, Membre étranger de l'Académie Royale des Sciences et Lettres de Belgique et de la Linnean Society of London, Correspondant de l'Académie des Sciences de Paris.

William Randolph Taylor, qui ■ participé à de nombreux Congrès internationaux, a été une des figures les plus marquantes de la Phycologie mondiale durant bien plus d'un demi-siècle; à la fois l'homme et l'oeuvre qui ont si fortement fait progresser notre connaissance des végétaux marins, méritent qu'on s'incline devant eux avec respect et déférence.

Francis Magne

L'auteur remercie le Professeur Michael J. Wynne pour la communication de documents.

Cryptogamie, Algol. 1991, 12 (2): 87-100

CONTRIBUTION À LA CONNAISSANCE DU PHYTOPLANCTON DE LA MOSELLE (FRANCE)

J.-P. DESCY et C. WILLEMS

Unité d'Ecologie des Eaux Douces - FUNDP,
rue de Bruxelles 61, B-5000 Namur.

RÉSUMÉ - Un échantillonnage du phytoplancton de la Moselle (France) a été réalisé en une station située près de la frontière franco-allemande, de fin 1985 à fin 1986. La composition quantitative du phytoplancton a été examinée: il est principalement formé de Chlorococcales et de diatomées, avec une dominance des Centrophycidées appartenant aux genres *Skeletonema* Grev., *Thalassiosira* Cleve, *Stephanodiscus* Ehr., *Cyclostephanos* Round et *Cyclotella* Kütz. Les principaux taxons de diatomées centriques sont passés en revue, avec quelques commentaires sur leur distribution dans d'autres milieux aquatiques.

ABSTRACT - Phytoplankton samples of the river Moselle (France) have been collected at a site located near the border between France and Germany, from the end of 1985 to the end of 1986. The quantitative composition of the phytoplankton has been determined: it is mainly composed of Chlorococcales and diatoms, and is dominated by Centrophycideae belonging to the genera *Skeletonema* Grev., *Thalassiosira* Cleve, *Stephanodiscus* Ehr., *Cyclostephanos* Round et *Cyclotella* Kütz. The various taxa of centric diatoms are reviewed, with some comments on their distribution in other water bodies.

MOTS CLÉS : Phytoplancton, taxonomie, diatomées centriques, *Skeletonema, Thalassiosira, Stephanodiscus, Cyclostephanos, Cyclotella*, Moselle, France.

INTRODUCTION

De nombreuses études algologiques ont été réalisées dans le bassin Rhin-Meuse, en particulier dans la Meuse, la Meurthe, la Moselle et certains de ses affluents. Ces études mettent notamment en évidence les particularités de la composition des eaux et de la flore algale de la Moselle, de deux de ses affluents, la Seille et la Meurthe, ainsi que de divers milieux aquatiques, dont des marais salés de Lorraine (Pierre, 1965, 1979). On relève entre autres, dans les listes floristiques, diverses diatomées marines ou d'eau saumâtre: *Actinocyclus ehrenbergii* Ralfs var. *tenella* (Bréb.) Hust., *Actinoptychus undulatus* (Bail.) Ralfs, *Coscinodiscus excentricus* Ehr., *Melosira nummuloides* Dillw., ... De plus, diverses Cyanophycées et Chlorophycées halophiles ou marines sont signalées dans les marais salés de la vallée de la Seille.

La présente contribution est centrée sur la Moselle et a pour objectif de mettre en évidence les particularités de son peuplement phytoplanctonique dans la partie aval de son cours français, principalement au niveau des diatomées centriques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Echantillonnage et examen du phytoplancton: dans le cadre d'une étude d'impact de la centrale nucléaire de Cattenom, confiée par EDF au laboratoire d'Ecologie de l'Université de Metz, un échantillon d'eau a été prélevé tous les quinze jours (sauf pendant la période hivernale), d'octobre 1985 à octobre 1986. Le prélèvement a été réalisé au fil de l'eau, en surface, dans des bouteilles de 2l. On disposait ainsi de 17 échantillons répartis sur un cycle annuel, avec un suivi plus fréquent de mai à septembre 1986. La station de prélèvement était située à hauteur de la prise d'eau de la centrale de Cattenom, à Koenigsmacher.

Ces échantillons, fixés au Lugol *in situ,* ont été concentrés par décantations successives et ramenés à un volume final d'environ 10ml. Des préparations de ces suspensions concentrées ont été montées dans des cellules de Bürker pour identification et comptage des algues au microscope photonique. Les résultats sont exprimés en unités par ml: pour la majorité des taxons, qu'ils soient unicellulaires, coloniaires ou filamenteux, une unité correspond à une cellule, sauf pour les cellules de biovolume beaucoup plus faible que la moyenne courante (cas de beaucoup de Cyanophycées, voir Descy, 1987). L'identification des diatomées, en particulier des centriques, demande un examen complémentaire de chaque préparation après "grillage" ou traitement par un agent oxydant et montage dans un milieu adéquat (Naphrax). Cet examen permet l'estimation des proportions relatives des taxons des genres *Cyclotella, Stephanodiscus, Cyclostephanos, Thalassiosira* et *Coscinodiscus,* qui étaient rassemblés dans un même groupe lors de la première phase du comptage à la cellule de Bürker. Enfin, un certain nombre de taxons ne sont pas identifiables avec certitude en microscopie photonique. On a alors eu recours à des vérifications au microscope électronique à transmission (M.E.T., Philips EM 300), sur des préparations "nettoyées" à l'H_2 O_2 et montées sur grilles de formvar. Ces examens ont permis notamment la distinction des taxons des *Stephanodiscus* du groupe *hantzschii* Grun. et l'identification précise des petites formes de *Cyclotella* et *Thalassiosira.*

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Composition qualitative et quantitative globale.

L'examen de l'ensemble des récoltes réalisées dans la Moselle a fourni une liste de 239 taxons, principalement des Chlorophycées Chlorococcales (30,5% des taxons) et des diatomées (54,4% des taxons). Les autres groupes

(Cyanophycées, Euglénophycées et Pyrrhophytes) sont peu diversifiés et quantitativement peu représentés.

Les Chlorococcales rencontrées dans la Moselle sont des taxons courants dans les eaux tempérées. On notera cependant la diversité du genre *Scenedesmus*, dont plus de 30 taxons ont été relevés. Quant aux diatomées strictement planctoniques, les centriques sont assez diversifiées, par rapport à la Meuse par exemple (Descy, 1987; Pierre, 1987). Une particularité floristique remarquable de la Moselle est la présence de *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle (syn. *Stephanodiscus subsalsus* (A. Cleve) Hust.), pouvant aisément être confondu avec une algue verte filamenteuse du genre *Ulothrix*.

La fig. 1 montre l'évolution de la densité (en milliers d'unités par ml) des principaux groupes algaux: on peut constater qu'un développement phytoplanctonique important ne s'observe, en 1986, que pendant la période estivale (juillet-août). La densité maximale atteint près de 40.000 unités par ml. Une caractéristique frappante du phytoplancton de la Moselle est la dominance marquée des diatomées tout au long de l'année. En effet, la densité relative moyenne de ces algues est de 85%: elles constituent notamment la fraction majeure du plancton estival, dans des conditions où l'on observe habituellement, dans le même type de milieu, une dominance des Chlorococcales.

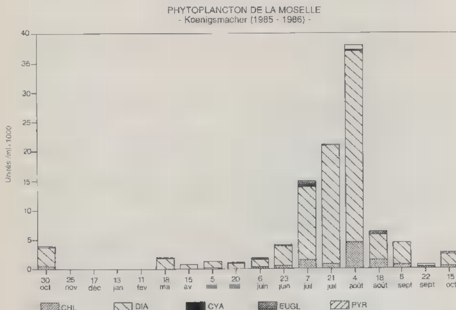


Fig. 1: Evolution de la composition quantitative globale du phytoplancton de la Moselle à Koenigsmacher, d'octobre 1985 [redacted] octobre 1986. CHL = Chlorophycées; DIA = Diatomées; CYA = Cyanophycées; EUGL = Euglénophycées; PYR = Pyrrhophytes.

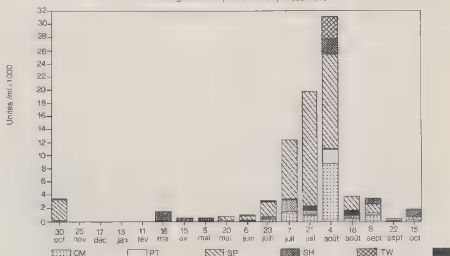


Fig. 2: Evolution de la densité des principales diatomées centriques dans la Moselle à Koenigsmacher, d'octobre 1985 à octobre 1986. CM = *Cyclotella meneghiniana*; PT = petites Thalassiosiracées; MA = *Melosira (Aulacosira) ambigua*; SP = *Skeletonema potamos*; SH = *Stephanodiscus* gr. *hantzschii*; TW = *Thalassiosira weissflogii*.

Ces diatomées planctoniques sont essentiellement des Centrophycidées typiques des milieux eutrophes. Si l'on se réfère à la fig. 2, on relève, dans l'ordre des densités moyennes décroissantes:

- *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle, forme filamenteuse très abondante de juin à septembre; il s'agirait donc d'une espèce à préférence estivale, comme *Cyclotella meneghiniana* Kütz.;

- les *Stephanodiscus* du groupe *hantzschii** Grun., plutôt caractéristiques des conditions printanières et automnales;

- les petites Thalassiosiracées, rassemblant *Cyclotella pseudostelligera* Hust., *C. atomus* Hust. et *Thalassiosira pseudonana* Hasle & Heimdal, qui semblent proliférer plutôt en été;

- enfin, d'autres Centrophycidées, comme *Thalassiosira weissflogii* (Grun.) Fryxell & Hasle ou *Melosira (Aulacosira) ambigua* O. Müll.

Les diatomées pennées habituellement rencontrées dans le plancton des grandes rivières, comme *Asterionella formosa* Hassal, *Nitzschia acicularis* W.

* Ce groupe comprend plusieurs taxons difficilement distinguables dans les comptages de routine en microscopie photonique, à savoir *S. hantzschii* Grun. et fo. *tenuis* (Hust.) Håkansson et Stoermer, *S. (Cyclostephanos) invisitatus* (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson, *S. "parvus"* Stoermer et Håkansson.

Smith ou *N. fruticosa* Hust. sont éventuellement fréquentes dans la Moselle, mais quantitativement très peu représentées.

De même, on remarque le faible développement des espèces d'algues non siliceuses: seules quelques Chlorococcales (*Coelastrum microporum* Näg., *Scenedesmus acutus* Meyen, *S. intermedius* Chod., ...) ou Cryptophycées (*Chroomonas acuta* Utermöhl, *Cryptomonas* Ehr. div. sp.) atteignent des densités de quelques centaines de cellules par ml dans certains échantillons.

Commentaires sur les principales diatomées centriques

Thalassiosira Cleve

Deux espèces réputées euryhalines (Hasle & Heimal, 1970) se rencontrent fréquemment dans la Moselle:

- *T. weissflogii* (Grun.) G. Fryxell & Hasle: au point de vue morphologique (fig. 3, B), ce taxon semble présenter un nombre de processus renforcés centraux variable suivant l'habitat: d'après Kiss *et al.* (1984), ces processus seraient moins nombreux chez les formes d'eau douce (2-10) que chez les formes marines (10-28); au point de vue écologique, malgré son caractère euryhalin, *T. weissflogii* montre une fréquence plus élevée en eau douce: ainsi Belcher & Swale (1977, 1986) l'observent plus souvent en rivière qu'en milieu d'estuaire; ces auteurs signalent toutefois que la tolérance des *Thalassiosira* pour la salinité leur permet de supplanter les *Stephanodiscus* à l'approche des estuaires; cette conclusion confirme celle de Germain (1981), qui signalait l'abondance de cette espèce dans la Maine, dont les eaux sont douces et alcalines; nous l'avons également rencontrée, comme l'espèce suivante d'ailleurs, dans le plancton de la Sambre et de la Meuse en Belgique, où les eaux sont bien minéralisées, alcalines et eutrophes (voir notamment Descy, 1987 et Descy & Empain, 1984).

- *T. pseudonana* Hasle et Heimdal: comme mentionné ci-dessus, *T. pseudonana* (fig. 3, A) est une espèce très répandue, euryhaline, ubiquiste et à tendance halophile plus accentuée que *T. weissflogii*: la majorité des localités d'origine de ses souches de cultures se situent en effet en zones côtières (Belcher & Swale, 1986); elle existe cependant aussi en abondance dans la Tisza et le cours hongrois du Danube (Kiss, 1984), où elle montre par ailleurs, comme dans nos récoltes, des degrés de silicification variés; son abondance dans les échantillons de la Moselle, par rapport à la Meuse, confirme bien que cette petite diatomée est favorisée par une salinité relativement élevée.

Cyclotella Kütz.

Parmi les *Cyclotella* rencontrés dans la Moselle, quelques espèces de petite taille ont été repérées en microscopie photonique et identifiées au M.E.T.:

- *C. pseudostelligera* Hust.: les valves de cette petite diatomée (fig. 4, A et B) présentent souvent un degré de silicification variable (Lowe, 1975; Haworth & Hurley, 1986), ce qui rend souvent délicate la distinction avec *T. pseudonana* en microscopie photonique: elle représente, dans le potamoplancton estival de la Meuse, une fraction majeure des petites

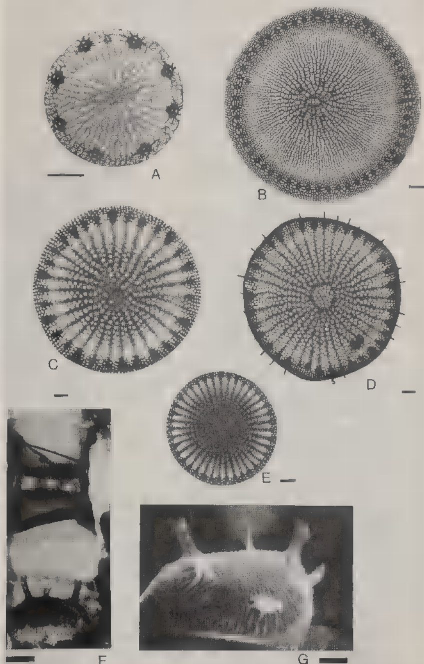


Fig. 3: Illustrations de quelques diatomées centriques de la Moselle (photos au M.E.T., trait d'échelle = 1μm). A: *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal; B: *Thalassiosira weissflogii* (Grun.) Fryxell et Hasle; C: *Stephanodiscus hantzschii* Grun.; D: *S. hantzschii* fo. *tenuis* (Hust.) Håkansson et Stoermer; E: *Stephanodiscus "parvus"* Stoermer et Håkansson; F: *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle; G: id., au M.E.B., document de K.T. Kiss.

diatomées cenriques; le degré d'eutrophisation avancé de la Meuse pourrait expliquer sa prolifération; cette remarque s'appuie notamment sur le commentaire de Germain (1981), qui considère que son expansion est liée à la pollution; le même auteur mentionne aussi la tolérance vis-à-vis de la salinité de *C. pseudostelligera*, qu'il a observé en Basse-Loire.

- *C. caspia* Grun. (fig. 4, C): cette espèce le plus souvent signalée en eaux marines et saumâtres (notamment du Japon, par Nagumo & Kobayasi, 1985) a fait l'objet d'une revue récente de Kiss *et al.* (1988), qui décrivent ses particularités morphologiques et la signalent dans divers milieux d'eau douce, notamment le Danube, la Vistule, la Loire,... Dans le bassin de la Moselle, nous l'avons rencontrée en particulier dans la Seille, dont la salinité est relativement élevée; cette forme de la Seille est semblable à celle de la Loire, illustrée dans Kiss *et al.* (1988); dans le bassin de la Meuse, sa présence est exceptionnelle (dans une récolte de périphyton de Lanaye, à proximité de la frontière belgo-hollandaise).

- *C. atomus* Hust. (fig. 4, D) a été notée dans les mêmes stations que *C. caspia*, bien qu'elle soit probablement plus répandue, d'après les observations en microscopie photonique, notamment dans le bassin de la Meuse. De même, *C. cryptica* Reimann, Lewin et Guillard, présente dans le Danube (Kiss, 1986, 1987) existe sans doute aussi dans la Moselle, mais ceci doit toujours, comme pour l'espèce précédente, être vérifié en microscopie électronique.

Cyclostephanos Round

- *C. dubius* (Fricke) Round (fig. 4, E) est, d'après Germain (1981), une espèce d'eaux douces plus ou moins polluées; sous le nom de *Stephanodiscus dubius*, elle est signalée du Danube, aussi bien dans les relevés anciens (e. g. Szemes, 1967) que dans les données plus récentes de Kiss (1986, 1987); elle fait manifestement partie du cortège de diatomées centriques qui ont été favorisées par l'eutrophisation croissante des grandes rivières (Kiss, 1986); elle se trouve également dans le plancton de la Volga (Kuzmin, 1979), toujours avec le même cortège de taxons, notamment divers *Stephanodiscus* et *Skeletonema potamos*; enfin, le matériel utilisé par Round (1982a) pour la description du genre provient d'Angleterre, de milieux lentiques et lotiques (rivière Avon). Dans le potamoplancton de la Meuse belge, *C. dubius* est fréquemment rencontré, mais jamais en abondance.

- *C. invisitatus* (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson, syn. *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman (voir Thériot *et al.*, 1987) (fig. 4, F) est un taxon bien défini d'après les études de Lowe & Crang (1972), Kobayasi & Inoue (1985) et Kiss (1988); il s'agirait d'une espèce d'eaux eutrophes, présentant, dans le Danube, un optimum en été (Kiss, 1988); sans pouvoir encore préciser son extension effective dans le bassin Rhin-Meuse, nous l'avons rencontrée dans la Moselle, dans la Meuse et dans un affluent de cette dernière, la Sambre.

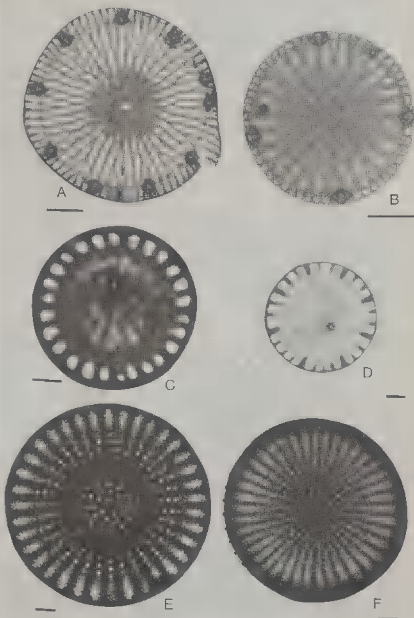


Fig. 4: Illustrations de quelques diatomées centriques de la Moselle (photos au M.E.T., trait d'échelle = 1μm). A, B: *Cyclotella pseudostelligera* Hust.; C: *Cyclotella caspia* Grun., D: *Cyclotella atomus* Hust.; E: *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round; F: *Cyclostephanos invisitatus* (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson.

Stephanodiscus Ehr.

Les *Stephanodiscus*, en particulier les taxons du "groupe *hantzschii*" sont souvent bien caractéristiques du plancton des grandes rivières eutrophisées, surtout au printemps et en automne. C'est le cas notamment dans la Meuse, où ces diatomées sont la plupart du temps responsables des fleurs d'eau les plus spectaculaires, pendant lesquelles la concentration en chlorophylle a peut atteindre 300 $mg.m^{-3}$ (voir notamment Pierre, 1987). En se référant à la littérature abondante et malheureusement confuse, malgré les efforts méritoires de certains, concernant ces "petits *Stephanodiscus*" (Casper *et al.*, 1987; Genkal, 1978; Genkal & Kuzmin, 1978; Håkansson, 1981, 1986; Håkansson & Stoermer, 1984; Kiss, 1986, 1987, 1988; Kobayasi & Inoue, 1985; Kobayasi *et al.*, 1985 a et b; Kobayasi & Kobayashi, 1987; Round, 1981, 1982 b; Stoermer & Håkansson, 1984; Thériot, 1987) on peut reconnaître les taxons suivants dans la Moselle et dans la Meuse:

- *S. hantzschii* Grun. (fig. 3, C) et fo. *tenuis* (Hust.) Håkansson et Stoermer (fig. 3, D); ce sont typiquement des taxons des eaux eutrophisées (lacs et rivières), dominants à basse température (optimum entre 4 et 10°C), mais encore abondants à des températures plus élevées dans les milieux à forte charge en nutriments (Håkansson & Stoermer, 1984); certains auteurs mettent en évidence la variabilité morphologique de ces diatomées (Geissler, 1986; Thériot, 1987) et d'autres vont même jusqu'à mettre en doute l'identité taxonomique de la fo. *tenuis* (Casper *et al.*, 1987).

- *S. parvus* Stoermer et Håkansson (fig. 3, E): nous basant sur Genkal & Kuzmin (1978) et sur les illustrations de Kiss (1986), nous avions d'abord identifié cette forme comme *S. perforatus* Genkal et Kuzmin; elle correspond cependant bien à la description de *S. parvus* de Stoermer et Håkansson (1984), caractérisé par les pores bisériés à la phériphérie de la valve, la présence d'un processus renforcé central et l'absence d'annulus; cependant, le statut de ce taxon a été remis en cause par Kobayasi *et al.* (1985 b), qui proposent de le considérer comme conspécifique de *S. minutulus* (Kütz.) Round, et établissent par ailleurs la synonymie avec *S. perforatus*. Kiss (1988) discute également de ce problème, en considérant que la description de Stoermer et Håkansson résulte d'une confusion et n'est pas valide. Ce taxon, que nous considérerons (provisoirement) comme *S. parvus* est fréquent dans la Meuse et la Moselle, en mélange avec *S. hantzschii*; en fonction de sa description récente (sans parler de son statut incertain), il n'existe guère de données écologiques fiables sur *S. parvus*.

Skeletonema Grev.

Skeletonema potamos (Weber) Hasle (fig. 3, F et G) est sans doute, avec les *Thalassiosira*, une des diatomées planctoniques les plus typiques et les plus abondantes de la Moselle. Ceci constitue une différence importante avec le plancton de la Meuse, dont *S. potamos* est virtuellement absent (un seul individu dans le périphyton du cours inférieur de la Meuse belge). Comme les *Thalassiosira pseudonana*, c'est une espèce euryhaline présente aussi bien en eaux saumâtres qu'en eaux douces, et dont la morphologie est d'ailleurs

influencée par le degré de salinité (Hasle & Evensen, 1975, sous le nom de *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge; Hasle & Evensen, 1976). D'après ces auteurs, les localités de récolte certaines de l'espèce sont surtout de la Baltique (Archipel de Stockholm, Golfe de Finlande, ...) mais aussi de la Mer d'Azov, de la Mer Caspienne et d'un estuaire des environs de Bremen; ils citent également les récoltes de la Volga (Kuzmin, 1979, sous le nom de *Stephanodiscus subtilis* (van Goor) A. Cleve, où elle semble profiter de l'eutrophisation, ainsi que sa présence probable dans des rivières d'Amérique du Nord, de même qu'au Lac Erié et au Lac Ontario. Comme dans la Volga, *S. potamos* se développe de façon optimale en été dans le Danube (Kiss, 1986); ce dernier auteur souligne encore que cette prolifération est un changement essentiel dans le plancton du Danube au cours des 20 à 25 dernières années: *S. potamos* était déjà en effet signalé par Szemes (1967), dans ses relevés de la période 1956-1963. En outre, quelques récoltes dans des rivières anglaises, dans une rivière allemande (un affluent de la Weser), ainsi que dans la Seine à Paris, sont signalées par Belcher & Swale (1978). Ajoutons encore que l'espèce est aussi présente dans le Neckar, autre affluent du Rhin, fortement pollué par des effluents domestiques et industriels (Pintér & Backhaus, 1984), ainsi que dans la rivière Rott (Bavière) et ses réservoirs (Chang & Steinberg, 1988) et enfin dans l'Ebre (Sabater & Klee, 1990).

Le principal facteur favorisant *S. potamos* dans la Moselle, par rapport aux diatomées centriques typiques des eaux eutrophes, semble bien être la salinité, relativement élevée pour une eau intérieure. En effet, si l'on compare, par exemple, la composition physico-chimique de l'eau de la Moselle avec celle de la Meuse (Descy & Empain, 1984; Descy, 1987), la différence essentielle est la minéralisation beaucoup plus élevée des eaux de la Moselle. La conductivité de celles-ci est de 2 à 3 fois plus forte, pour une alcalinité équivalente: ce sont les ions Ca^{++}, Mg^{++}, Na^{+} et Cl^{-} qui en sont responsables. En particulier, la concentration moyenne en Cl^{-} de la Moselle atteint 300 $mg.l^{-1}$ (à Koenigsmacher en 1985-1986), soit 5 à 20 fois plus que dans la Meuse.

CONCLUSIONS

Le phytoplancton de la Moselle se caractérise donc par une forte dominance des diatomées centriques tout au long de l'année, ce qui la distingue nettement de la Meuse et du Rhin (voir Backhaus & Kemball, 1978 et Descy, 1987), qui prennent leur source dans la même entité géographique. De plus, un seul taxon, *Skeletonema potamos*, constitue à lui seul près de la moitié de la communauté algale. Cette diatomée filamenteuse semble proliférer dans les grands fleuves eutrophisés d'Europe occidentale et orientale, si l'on se réfère notamment aux données du Danube et de la Volga. L'espèce, également présente en eaux saumâtres, semble favorisée par la salinité relativement forte des eaux fluviales: c'est le cas dans la Moselle, mais aussi dans le Neckar (Backhaus & Kemball, 1978; Pintér & Backhaus, 1984), où des rejets industriels influencent les concentrations en différents éléments majeurs, dont les chlorures, le calcium... Une attention particulière devrait être consacrée aux

conditions écologiques favorisant le développement de cette diatomée, ainsi que de celles qui prolifèrent dans les fleuves eutrophisés: *Stephanodiscus*, *Cyclotella* et *Thalassiosira* div. sp.

En effet, si la littérature consacrée à la systématique et à la morphologie des diatomées des eaux eutrophes est abondante, la pauvreté des informations sur leurs exigences écologiques précises est frappante. Ceci est dû, d'une part, au clivage et à la spécialisation des disciplines de l'algologie - les taxonomistes étant surtout préoccupés de morphologie et les écologistes et écophysiologistes n'étant pas toujours très soucieux de l'identification précise de leur matériel - mais, d'autre part, tient aussi au statut variable et perpétuellement remis en question de taxons écologiquement importants. Un bel exemple est celui des *Stephanodiscus*, dont la systématique fluctuante rend caduque une bonne partie des observations écologiques et physiologiques qui ont précédé la redéfinition des taxons.

REMERCIEMENTS: diverses contributions ont permis la mise au point de cet article, mais nous tenons à remercier spécialement Michel Coste et K.T. Kiss, pour les nombreuses informations et références qu'ils nous ont fournies.

BIBLIOGRAPHIE

BACKHAUS D. & KEMBALL A., 1978 - Gewässergüteverhaltnisse und Phytoplanktonentwicklung im Hochrhein, Oberrhein und Neckar. *Arch. Hydrobiol.* 82 (1-4): 166-206.

BELCHER J.H. & SWALE E.M.F., 1977 - Species of *Thalassiosira* (diatoms, Bacillariophyceae) in the plankton of English rivers. *Brit. Phycol. J.* 12: 291-297.

BELCHER J.H. & SWALE E.M.F., 1978 - *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle and *Cyclotella atomus* Hustedt (Bacillariophyceae) in the plankton of rivers in England and France. *Brit. Phycol. J.* 13: 177-182.

BELCHER J.H. & SWALE E.M.F., 1986 - Notes on some *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) from the plankton of the lower Thames and other British estuaries (identified by transmission electron microscopy). *Brit. Phycol. J.* 21: 139-145.

CASPER S.J., SCHEFFLER W., AUGSTEN K. & PESCHKE T., 1987 - Some observations on the *Stephanodiscus hantzschii*-group (Bacillariophyta) in waters of the G.D.R. I. *Stephanodiscus hantzschii* and *S. "tenuis"* in lakes Wentow, Tollense, Haussee, and Bautzen reservoir. *Arch. Protistenk.* 134: 17-34.

CHANG T.-P. & STEINBERG C., 1988 - Seasonal changes in the diatom flora in a small reservoir with special reference to *Skeletonema potamos*. *Diatom Research* 3 (2): 191-201.

DESCY J.P. & EMPAIN A., 1984 - 1. Meuse. *In* WHITTON B.A. (Ed.), *Ecology of European Rivers*, Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 1-23.

DESCY J.P., 1987 - Phytoplankton composition and dynamics in the River Meuse (Belgium). *Arch. Hydrobiol.* suppl. 78, 2, *Algol. Stud.* 47: 225-245.

GEISSLER U., 1986 - Experimental investigations of the variability of frustule characteristics of several freshwater diatoms. 2: the influence of different salt concentrations on some valve structures of *Stephanosdicus hantzschii* Grunow. *Proc.*

8th Int. Diatom Symposium, Paris, RICARD M. (Ed.), Koeltz Scient. Public., Koenigstein: 59-66.

GENKAL S.I., 1978 - Species nova e genere *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta). *Nov. Sist. Nizn. Rast.* 15: 11-14.

GENKAL S.I. & KUZMIN G.V., 1978 - Novye taksony roda *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta). (New taxa of the genus *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta). *Bootanicheskij. Zhurnal* 63 (9): 1309-1312.

GERMAIN H., 1981 - *Flore des diatomées. Diatomophycées. Eaux douces et saumâtres du Massif Armoricain et des contrées voisines d'Europe occidentale.* Coll. *Faunes et flores actuelles".* Paris, Boubée, 444 p.

HÅKANSSON H., 1981 - *Stephanodiscus* Ehrenberg 1846, a revision of the species described by Ehrenberg. *Nova Hedwigia* 35: 117-150.

HÅKANSSON H. & STOERMER E.F., 1984 - Observations on the type material of *Stephanodiscus hantzschii* Grunow *in* Cleve & Grunow. *Nova Hedwigia* 34: 477-495.

HÅKANSSON H., 1986 - A taxonomic reappraisal of some *Stephanodiscus* species. *Brit. Phycol. J.* 21: 25-37.

HASLE G.R. & HEIMDAL B.R., 1970 - Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscope. *In* GERLOFF & CHOLNOKY (Eds): *"Diatomaceae II", Beih. Nova Hedwigia* 31: 559-580.

HASLE G.R. & EVENSEN D.L. 1975 - Brackish-water and fresh-water species of the diatom genus *Skeletonema* Grev. I. *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge. *Phycologia* 14: 283-297.

HASLE R. & EVENSEN D.L., 1976 - Brackish water and freshwater species of the diatom genus *Skeletonema.* II. *Skeletonema potamos* comb. nov. *J. Phycol.* 12: 73-82.

HAWORTH E.Y. & HURLEY M.A., 1986 - Comparison of the stelligeroid taxa of the centric diatom genus *Cyclotella. Proc. 8th Int. Diatom Symposium, Paris,* RICARD M. (Ed.). Koeltz Scient. Publ., Koenigstein: 43-66.

KISS K.T., 1984 - Occurrence of *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal (Bacillariophyceae) in some rivers of Hungary. *Acta Botanica Hungarica* 30 (3-4): 277-287.

KISS K.T., KOVACS K. & DOBLER E., 1984 - The fine structure of *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) in the Danube and the Tisza rivers. *Arch. Hydrobiol.,* Suppl. 67 (4), *Algol. Stud.* 47: 409-415.

KISS K.T., 1986 - Species of the Thalassiosiraceae in the Budapest section of the Danube; comparison of samples collected in 1956-63 and 1979-83. *Proc. 8th Int. Diatom Symposium. Paris,* RICARD M. (Ed.). Koeltz Scient. Publ., Koenigstein: 23-31.

KISS K.T., 1987 - Phytoplankton studies in the Szigetköz section of the Danube during 1981-1982. *Arch. Hydrobiol.,* Suppl. 78 (2), *Algol. Stud.* 47: 247-273.

KISS K.T., 1988 - The morphology and taxonomy of *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman (Bacillariophyceae). *Arch. Protistenk.* 135: 187-196.

KISS K.T., COSTE M., LE COHU R. & NAUSCH M., 1988 - *Cyclotella caspia* (Bacillariophyceae) in some rivers and lakes in Europe (morphological observations). *Cryptogamie, Algol.* 9 (1): 27-42.

KOBAYASI H. & INOUE H., 1985 - Fine structure and taxonomy of the small and tiny *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) species in Japan I. *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hell. *Jap. J. Phycol.* 33: 149-154.

KOBAYASI H., INOUE H. & KOBAYASHI H., 1985 a - Fine structure and taxonomy of the small and tiny *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) species in Japan 2. *Stephanodiscus hantzschii* form. *tenuis* (Hust.) Håk. et Stoerm. *Jap. J. Phycol.* 33: 233-238.

KOBAYASI H., KOBAYASHI H. & MASAHIKO I., 1985 b - Fine structure and taxonomy of the small and tiny *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) species in Japan 3. Co-occurrence of *Stephanodiscus minutullus* (Kütz.) Round and *S. parvus* Stoerm. et Håk. *Jap. J. Phycol.* 33: 293-300.

KOBAYASI H. & KOBAYASHI H., 1987 - Fine structure of the small and tiny *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) species in Japan 5. *S. delicatus* Genkal and the characters useful in identifying five small species. *Jap. J. Phycol.* 35: 268-276.

KUZMIN G.V., 1979 - Algae: A. Phytoplankton of the Volga. *In* MORDUKHAÏ-BOLTOVSKOÏ, Ph.D. (Ed.), *The River Volga, Monographiae Biologiae.* Junk. The Hague, pp. 137-169.

LOWE R.L. & CRANG R.E., 1972 - The ultrastructure and morphological variability of the frustule of *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman. *J. Phycol.* 8: 256-259.

LOWE R.L., 1975 - Comparative ultrastructure of the valves of some *Cyclotella* species (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 11: 415-424.

NAGUMO T. & KOBAYASI H., 1985 - Fine structure of three freshwater and brackish water species of the genus *Cyclotella* (Bacillariophyceae): *C. atomus, C. caspia* and *C. meduanae*. *Bull. Plankton Soc. Japan* 32 (2): 101-109.

PIERRE J.-F., 1965 - Aperçus récents sur la recherche algologique en Lorraine. *Bull. Acad. Soc. Lorraine Sci.* 5 (3): 53-88.

PIERRE J.-F., 1979 - Contributions récentes à la connaissance de la flore algale de Lorraine. *Soc. Hist. Nat. Moselle* 42: 209-226.

PIERRE J.-F., 1987 - Flore algale et eutrophisation en Haute-Meuse. *Bull. Acad. Soc. Lorraine Sci.* 26 (3): 91-100.

PINTÉR I. & BACKHAUS D., 1984 - 11. Neckar. *In* WHITTON B.A., *Ecology of European Rivers*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 317-344.

ROUND F.E., 1981 - The diatom genus *Stephanodiscus:* an electron-microscopic view of the classical species. *Arch. Protistenk.* 124: 455-470.

ROUND F.E., 1982 a - *Cyclostephanos* - a new genus within the Skeletonemaceae. *Arch. Protistenk.* 125: 323-329.

ROUND F.E., 1982 b - Some forms of *Stephanodiscus* species. *Arch. Protistenk.* 125: 357-371.

SABATER S. & KLEE R., 1990 - Observationes sobre diatomeas centrales del fitoplancton del Rio Ebro, con especial interés en algunas pequeñas *Cyclotella*. *Diatom Research* 5 (1): 141-154.

STOERMER E.F. & HÅKANSSON H., 1984 - *Stephanodiscus parvus:* validation of an enigmatic and widely misconstrued taxon. *Nova Hedwigia* 34: 497-511.

SZEMES G., 1967 - Das Phytoplankton der Donau. *In* LIEPOLT R. (Ed.), *Limnologie der Donau*, Liefg. 3, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuschhandlung, Stuttgart, pp. 158-179.

THERIOT E., 1987 - Principal component analysis and taxonomic interpretation of environmentally related variation in silicification in *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae). *Brit. Phycol. J.* 22: 359-373.

THERIOT E., STOERMER E.F. & HÅKANSSON H., 1987 - Taxonomic interpretation of the rimoportula of freshwater genera in the centric diatom family Thalassiosiraceae. *Diatom Research*, 2 (2): 251-265.

Cryptogamie Algol. 1991, 12 (2): 101-107

LAS ALGAS DEL SISTEMA DEL RIO LIMAY (R. ARGENTINA) II. *CHLOROPHYTA* 1. *ULOTRICHALES*

S.A. GUARRERA y R.O. ECHENIQUE

División Ficología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, República Argentina.

RESUMEN - Se describen e ilustran 15 taxa pertenecientes al Orden *Ulotrichales* correspondientes a las Familias Ulotrichaceae (13) y Cylindrocapsaceae (2), hallados en el Sistema del Río Limay. *Binuclearia tectorum* var. *minor* es nuevo para la ciencia. El género *Gloeotilopsis*, *Uronema gigas*, *Radiofilum mesomorphum*, *Cylindrocapsa conferta* y *Gloeotilopsis planctonica* son nuevas citas para Argentina.

ABSTRACT - Fifteen taxa of the Ulotrichales found in the Limay River System, are described and illustrated. Thirteen of them are Ulotrichaceae and two are Cylindrocapsaceae. *Binuclearia tectorum* var. *minor* is new for science. The genus *Gloeotilopsis* and *Uronema gigas*, *Radiofilum mesomorphum*, *Cylindrocapsa conferta* and *Gloeotilopsis planctonica* are new for Argentina.

RÉSUMÉ - 15 taxa d'Ulotrichales, dont 13 Ulotrichaceae et 2 Cylindrocapsaceae, récoltés dans la rivière Limay, sont décrits et illustrés. *Binuclearia tectorum* var. *minor* est nouveau pour la science; le genre *Gloeotilopsis* (avec *G. planctonica*), *Uronema gigas*, *Radiofilum mesomorphum* et *Cylindrocapsa conferta* sont nouveaux pour l'Argentine. (traduit par la rédaction).

KEY WORDS : Floristic, Chlorophyta, Ulotrichaceae, Cylindrocapsaceae, *Binuclearia tectorum* var. *minor* var. nov., Limay River, Argentine.

La presente contribución constituye un capítulo más del conjunto que tiene por objeto dar a conocer la flora algal del sistema del Río Limay.

En este trabajo se incluyen los taxa pertenecientes al Orden Ulotrichales, Familias Ulotrichaceae y Cylindrocapsaceae. (Clasificación según Bourrelly, 1972).

Las consideraciones ambientales sobre el área de estudio, estaciones de muestreo y los materiales y métodos empleados para el desarrollo del mismo fueron en Guarrera *et al.* (1987).

Familia ULOTRICHACEAE

Género *Geminella*

Geminella interrupta (Turpin) Lagerheim, Ofv. Köngl. Sv. Vet.- Akad. Förhandl. 40(2): 37-38, 1883 según Ramanathan, Ulotrichales. Indian Counc. Agr. Res.: 65, 1964. (fig. 1 a-b).

Filamentos uniseriados formados por células ovoides o subcilíndricas con los polos redondeados, de 5,3µm de ancho x 10µm de largo. Células dispuestas en pares y separadas, dentro de una vaina gelatinosa hialina, ancha y consistente. Diámetro del filamento incluída la vaina: 15µm.

Distribución: Lago-embalse E. Ramos Mexía[1] y Río Limay.

Geminella amphigranulata (Skuja) Ramanathan, Ulotrichales I.C.A.R.:70, 1962. (fig. 2).

Filamentos uniseriados, más o menos largos, formados por células cilíndricas con polos redondeados, de 5µm de ancho x 15-16µm de largo. Vaina claramente diferenciada, de grosor medio y estructura fibrilar. Polos celulares con grandes vacuolas provistas de 1-3 gránulos de yeso. Cloroplasto parietal con 1 pirenoide.

Distribución: Lagos-embalse E. Ramos Mexía y Arroyito.

Género *Ulothrix*

Ulothrix zonata (Weber et Mohr) Kützing, Flora 16: 519, 1833 según Ramanathan, Op. Cit.: 30, 1964. (fig. 4 a-b).

Filamentos uniseriados, fijos en estado juvenil, luego flotantes. Células en general más cortas que anchas y algo infladas, de 17µm de diámetro; las basales en general alargadas y con un cloroplasto muy reducido. En las plantas adultas pared celular gruesa. Cloroplasto anular incompleto, con varios pirenoides. Reproducción por zoosporas.

Distribución: en todo el Sistema del Río Limay; lago-embalse E. Ramos Mexía.

Observaciones: forma biodermas cespitosas a principios de primavera en las orillas rocosas del lago R. Mexía.

Ulothrix sp. (fig. 5).

Filamentos largos formados por numerosas células, flexibles debido al contacto muy tenue entre ellas. Células cilíndricas de polos redondeados, de 5,5-6,5µm de ancho x 10-13µm de largo. Cloroplasto 1-2 (después de la división celular).

---

[1] Distribución: se refiere a la presencia de los taxa dentro del Sistema del Río Limay. El nombre en itálica corresponde a la estación en que fue estudiado el material descripto.

Distribución: Ríos Collon Cura y Aluminé.

Género *Klebsormidium*

Klebsormidium subtilissinum (Rabenhorst) Silva, Mattox et Blackwell, Taxon 21: 644, 1972. (fig. 3).

Filamentos largos, fijos o libres. Células cilíndricas de 4,5µm de ancho x 8-12 ó más µm de largo. Cloroplasto parietal, que ocupa casi enteramente la célula, con 1 ó 2 pirenoides.

Distribución: Río Collon Cura y en casi todo el Sistema del Río Limay.

Klebsormidium aff. *klebsii* (Smith) Silva, Mattox et Blackwell, Op. cit.: 643, 1972. (fig. 6).

Células cilíndricas sin constricciones en la pared transversal formando filamentos uniseriados rectos o curvos. Células 2-3 veces más largas que anchas, de 7-9µm de ancho x 15-18µm de largo (5-10 x 13-30µm).[1] Cloroplasto en forma de placa parietal, que cubre parte de la célula, con un pirenoide.

Distribución: Río Collon Cura.

Observaciones: una forma de esta especie fue hallada en Chubut (Guarrera, 1977), pero difiere de ésta por el mayor tamaño celular y por la forma y menor tamaño de sus plástidos. Especie a confirmar.

Klebsormidium aff. *flaccidum* (Kützing) Silva, Mattox et Blackwell, Op. cit.: 643, 1972. (fig. 7).

Filamentos largos, formados por células cilíndricas de 14µm de ancho (5-14) y 1-3 veces más largas que anchas. Cloroplasto único con un pirenoide.

Distribución: Río Limay: Alicurá.

Observaciones: especie a confirmar. Fue hallada flotando.

Género *Uronema*

Uronema gigas Vischer, Beih. Bot. Centralbl. 51 (4): 74-77, 1933 según Ramanathan, Op. cit.: 53, 1964. (fig. 8).

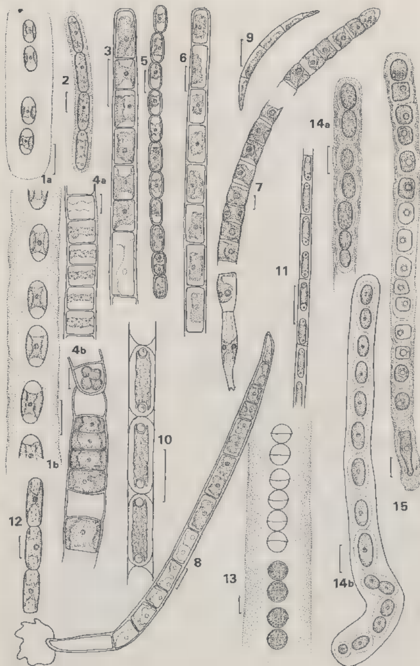
Filamentos largos, uniseriados, formados por células cilíndricas o subcilíndricas. Célula basal larga y curvada, terminada en disco de fijación amplio. Célula apical más estrecha; la distal terminada en un polo recto o curvado, suave o francamente atenuado. Cloroplasto parietal con 1 ó más pirenoides (hasta 5). Células de 6-10µm de ancho x 15-30µm de largo.

Distribución: Río Collon Cura.

Observaciones: nueva para Argentina.

---

(1) Los valores entre paréntesis corresponden a los expresados por otros autores.


1a
1b
2
3
4a
4b
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14a
14b
15

Género *Raphidonema*

Raphidonema aff. *nivale* Lagerheim, Berl. Deutsch. Bot. Ges. 10: 517,1892 según Ramanathan, Op. cit.: 100, 1964. (fig. 9).

Filamentos cortos, rectos o ligeramente curvados, de 2-4 (32) células de 4μm de ancho x 15μm de largo, las terminales francamente aguzadas y las intermedias de forma cilíndrico-curvadas. Cloroplasto parietal, sin pirenoide.

Distribución: Arroyo Quemquemtreu.

Observaciones: especie a confirmar. Hallada flotando.

Género *Binuclearia*

Binuclearia tectorum (Kützing) Beger según Printz. Hydrobiol. XXIV, 1-3: 55, 1964 (fig. 10).

Células cilíndricas de 3,4-4,5μm de ancho x 10-15μm de largo. Cloroplasto parietal que ocupa parte de la célula . Polos celulares hialinos, provistos de un gránulo.

Distribución: Lago-embalse E. Ramos Mexia: Ríos Limay y Traful.

Binuclearia tectorum var. *minor* Guarrera var. nov. (fig. 11).

"Differt a var. eriensis cellulae minore diametro: 1,2-1,4μm (Tiffany, 1937: 2-3μm)".

Células cilíndricas de 7,6μm de largo x 1,2-1,4μm de diámetro.

Distribución: Lago-embalse Arroyito (Holotypus: LPC 3281)[1] y casi todo el Sistema del Río Limay.

Observaciones: es uno de los taxa de mayor importancia por su numerosidad en los lagos-embalse E. Ramos Mexía y Arroyito.

Género *Gloeotilopsis*

Gloeotilopsis planctonica Iyengar et Philipose, J. Indian Bot. Soc. 35: 365, 1956 según Printz, Hydrobiol. XXIV, 1-3: 44, 1964. (fig. 12).

Fig. 1 a-b: *Geminella interrupta*. - Fig. 2: *G. amphigranulata*. - Fig. 3: *Klebsormidium subtilissimum*. - Fig. 4 a-b: *Ulothrix zonata*. - Fig. 5: *Ulothrix sp.* - Fig. 6: *Klebsormidium* aff. *klebsii*. - Fig. 7: *K.* aff. *flaccidum*. - Fig. 8: *Uronema gigas*. - Fig. 9: *Raphidonema* aff. *nivale*. - Fig. 10: *Binuclearia tectorum*. - Fig. 11: *B. tectorum* var. *minor* var. nov. - Fig. 12: *Gloeotilopsis planctonica*. - Fig. 13: *Radiofilum mesomorphum*. - Fig. 14 a-b: *Cylindrocapsa geminella*. - Fig. 15: *C. conferta*. - La escala correspondiente a cada figura equivale a 10μm.

---

(1) LPC corresponde al número de Herbario del Museo de La Plata (Criptógamas) y sólo se indica para las nuevas taxa.

Filamentos uniseriados, formados por 3 ó más células que se disocian con relativa facilidad. Células cilíndricas algo infladas y con los polos redondeados. Cloroplasto único, parietal, que ocupa gran parte de la célula. Pirenoido único, bien visible. Células de 7,5µm de ancho x 25µm de largo.

Distribución: Lago-embalse E. Ramos Mexía.

Observaciones: género y especie se mencionan por primera vez para Argentina.

Género *Radiofilum*

Radiofilum mesomorphum Skuja, Nov. Act. Reg. Soc. Sc. Ups. 16 (3): 193, 1956. (fig. 13).

Filamentos gelatinosos, uniseriados largos. Células globosas o fuertemente biconvexas, a veces ligeramente deprimadas longitudinalmente de 14-15µm de diámetro, que pueden o no contactar entre sí. Pared celular bipartita, formando un reborde ecuatorial bien visible. Vaina hialina, amplia. Cloroplasto parietal. Filamento: 33-40µm de largo.

Distribución: Lago-embalse E. Ramos Mexía.

Observaciones: no se observó pirenoide en nuestro material.

Nueva para Argentina. Muy escasa.

Familia CYLINDROCAPSACEAE

Género *Cylindrocapsa*

Cylindrocapsa geminella Wolle, Freshwat. Alg. of U.S.: 104, 1887 según Prescott, Algae G.L. Area: 110, 1962. (fig. 14 a-b).

Filamentos largos de hasta varios milímetros, formados por células elíptico-alargadas de 4-6,2µm de ancho x 4-16µm de largo, generalmente dispuestas en una serie, aunque aparecer a veces biseriados o parenquimatosos por divisiones longitudinales u oblicuas de sus células. Cloroplasto granular macizo. Vaina abundante y estratificada.

Distribución: Lago-embalse E. Ramos Mexía.

Observaciones: forman biodermas. No se observaron pirenoides.

Cylindrocapsa conferta West, Jour. Roy. Micr. Soc.: 735, 1892 según Prescott, Op. cit.: 110, 1962. (fig. 15).

Filamentos laxos, más o menos curvados, generalmente uniseriados. Células subcuadradas de 8µm de ancho x 10.8µm de largo (la basal alargada). Vaina gelatinosa gruesa, de poca consistencia. Cloroplasto granular, con 1 ó 2 pirenoides grandes.

Distribución: Río Meliquina.

Observaciones: nueva para Argentina.

AGRADECIMIENTOS

Trabajo financiado por Hidronor S.A. Los autores manifiestan su agradecimiento al personal del laboratorio de Ecología de Villa "El Chocón", a los licenciados M.A. Casco, H.A. Labollita y M.M. Petrocchi por su inestimable colaboración -fundamentalmente- en tareas de campo y al personal de apoyo del CONICET, Nilda Malacalza y Nora Galván por la ilustración y el mecanografiado del trabajo.

BIBLIOGRAFIA

BOURRELLY P., 1972 - *Les algues d'eau douce. I: Les Algues vertes.* Paris, Boubée, ed. 2: 572p.

GUARRERA S.A., 1977 - Algas de agua dulce nuevas para Argentina. I - *Chlorophyta* de Chubut. *Obra Cent. Mus. La Plata* 3: 21-44.

GUARRERA S.A., CASCO M.A., ECHENIQUE R.O. & LABOLLITA H.A., 1987 - Las algas del Sistema del Río Limay (República Argentina) I- *Cyanophyta: Chlorococcales* y *Chamaesiphonales*. *Rev. Mus. La Plata* XIV (96): 163-189.

PRESCOTT G.W., 1962 - *Algae of the Western Great Lakes Area.* Brown Publ., Dubuque, Iowa, 977p.

PRINTZ H., 1964 - Die Chaetophoralen der Binnengewässer - Eine systematische Übersicht. *Hydrobiologia* 24: 1-376.

RAMANATHAN K.R., 1964 - *Ulotrichales.* Indian Counc. Agr. Res. New Delhi, 188p.

SILVA P.C., MATTOX K.R. & BLACKWELL W.H. Jr., 1972 - The generic name *Hormidium* as applied to green algae. *Taxon* 21: 639-645.

SKUJA H., 1956 - Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplanktons schwedischer Binnengewässer. *Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal.* ser. IV, 16 (3): 1-409.

TIFFANY L.H., 1937 - The filamentous algae of the West End of Lake Erie. *Amer. Midl. Naturalist* 18: 911-951.

Cryptogamie, Algol. 1991, 12 (2): 109-119

EFFET DE LA LUMIÈRE SUR L'ACCUMULATION DE LIPIDES NEUTRES ET LA COMPOSITION DE LA BIOMASSE CHEZ L'ALGUE *BOTRYOCOCCUS SUDETICUS* (CHLOROPHYCEAE)

Rafael VAZQUEZ-DUHALT

Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur. Apartado Postal 128, La Paz, Baja California Sur, 23000 México.

RÉSUMÉ - La production de biomasse et la composition cellulaire de la microalgue verte *Botryococcus sudeticus* Lemmermann ont été déterminées dans des cultures soumises à différentes intensités et temps d'éclairement. Les productions de biomasse, hydrates de carbone et lipides neutres ont été stimulées par l'augmentation soit de l'intensité lumineuse, soit du temps d'éclairement. Les lipides neutres, spécifiquement les triglycérides, sont la principale réserve nutritive et énergétique des cellules chez *B. sudeticus*. Cette souche peut accumuler des triglycérides à plus de 20% de sa biomasse sèche.

ABSTRACT - The biomass production and the cell composition of *Botryococcus sudeticus* Lemmermann a green microalga, have been determined in cultures under different light intensities and light-dark cycles. The production of biomass, carbohydrates and neutral lipids have been increased by, both, the light intensity and light-phase time. The neutral lipids, mainly triglycerides, are the most important energy and food reserve. This strain is able to accumulate triglycerides up to 20% of its dry weight.

MOTS CLÉS : Chlorophyceae, *Botryococcus sudeticus* Lemmerman, lipides neutres, effet de la lumière, composition cellulaire.

INTRODUCTION

La production et l'accumulation des lipides chez le phytoplancton sont régulées par divers facteurs. Différents paramètres ont été étudiés, tels que la concentration d'azote et de silice, la température, la salinité, etc. (Aaronson, 1973; Shifrin & Chisholm, 1981; Ben-Amotz *et al.*, 1985; Vazquez-Duhalt & Arredondo-Vega, 1990).

La lumière peut, elle aussi, affecter fortement le métabolisme des cellules photosynthétiques. De l'effet de l'intensité lumineuse sur la vitesse spécifique de croissance sont définies les intensités lumineuses de saturation et de photoinhibition. L'effet de l'intensité d'éclairement sur l'accumulation des

lipides, chez les microalgues varie suivant les différentes espèces (Thompson *et al.*, 1990).

Botryococcus sudeticus Lemmermann a été récemment étudié et les cinétiques de production des constituants cellulaires, ainsi que la composition des lipides ont été déterminées (Vazquez-Duhalt & Greppin, 1987a). Cette algue est capable d'accumuler des lipides neutres, principalement des triglycérides, lesquels contiennent une haute proportion d'acide oléïque. La composition de l'huile produite par *B. sudeticus* ressemble à celle de l'huile d'olive, donc son utilisation comme huile alimentaire a été proposée (Vazquez-Duhalt & Greppin, 1987b).

Le but de ce travail est de déterminer l'effet de la lumière sur l'accumulation des lipides neutres et des autres constituants cellulaires chez *B. sudeticus*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les cellules de *Botryococcus braunii* Kützing ont été isolées de la souche de *B. braunii* de la collection de Cambridge (LB 807/1) de la façon suivante: la culture de la collection de Cambridge a été mise en culture pendant 4 semaines; ensuite les cellules ont été filtrées sur un filtre à 5&mum et lavées avec un litre de milieu sous des conditions stériles; les cellules lavées ont été dispersées dans des boîtes de Petri contenant le milieu agarisé avec 0.2% de glucose, où les colonies non productrices d'hydrocarbures et libres de bactéries ont pu être obtenues.

Les conditions de culture et les méthodes d'extraction, de séparation et d'analyse des lipides ont été décrites dans des travaux antérieurs (Vazquez-Duhalt, 1987a).

Les lipides neutres ont été fractionnés par chromatographie sur couche mince préparative. L'application de l'échantillon de lipides (50-100mg) a été réalisée tout le long de plaques en verre recouvertes de 1 ou 1,5mm de gel de silice 60. Après la migration du front du solvant (éther de pétrole 40-60°C-diéthyléther-acide acétique, 90:10:1), les plaques ont été séchées et la bande des triglycérides (R_f 0.4-0.7) collectée et désabsorbée avec du diéthyléther par centrifugations successives. La solution ainsi obtenue a été évaporée sous vide et utilisée pour la détermination quantitative. Les liaisons esters dans les triglycérides ont été quantifiées par complexation avec l'hydroxylamine alcaline et coloration avec le perchlorate de fer, d'après la méthode de Renkonen (1961). La densité optique a été calibrée avec différentes concentrations de méthyl esters d'acides gras.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'examen au microscope des colonies non productrices d'hydrocarbures issues de la souche de *B. braunii* de la collection de Cambridge (Figure 1) a montré les caractéristiques suivantes: cellules sphériques avec un diamètre de

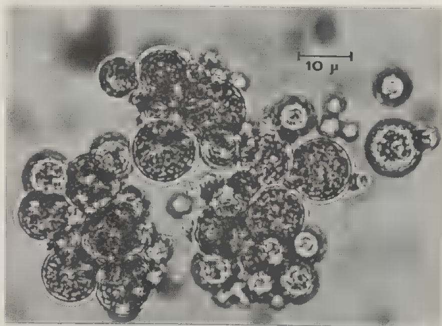


Figure 1: Colonies de *Botryococcus sudeticus*.

10 à 17 µm enfermée et supportées dans une enveloppe mucilagineuse incolore. Les cellules organisent des colonies de forme irrégulière, contenant un nombre de cellules très variable.

La reproduction se fait asexuellement au moyen d'autospores et la paroi de la cellule mère rejetée a une forme de nacelle dimidiée (divisée en deux) (Figure 2 à 6). Les cellules accumulent une huile et les chloroplastes forment un réseau pariétal (Figure 7). Toutes ces caractéristiques morphologiques indiquent que cette algue appartient à la famille des *Botryococcaceae* et à l'espèce *Botryococcus sudeticus*. *B. sudeticus* a été décrit par Lemmermann (1896) et il a été souvent confondu avec *B. braunii* (Bourrelly, 1966). En 1922 *B. sudeticus* a été ré-examiné (Chodat, 1922) et a été nommé *Botryosphaera sudetica* afin de le distinguer vis-à-vis de *Botryococcus* Kützing.

La présence de *B. sudeticus* dans les cultures de *B. braunii* de la collection de Cambridge peut expliquer les faibles productions d'hydrocarbures trouvées dans quelques travaux avec cette souche (Gelpi *et al.*, 1968, 1970; Murray & Thompson, 1977; Chirac *et al.*, 1983). Finalement, il semble possible que les cellules décrites comme un état physiologique de *B. braunii* (large spherical green cells) produisant très peu d'hydrocarbures (Brown *et al.*, 1969) et les cellules sphériques étroitement associées avec le mucilage des colonies de *B. braunii* isolées d'un lac d'Australie (Metzger *et al.*, 1985) soient en réalité des algues appartenant à l'espèce *Botryococcus sudeticus*.

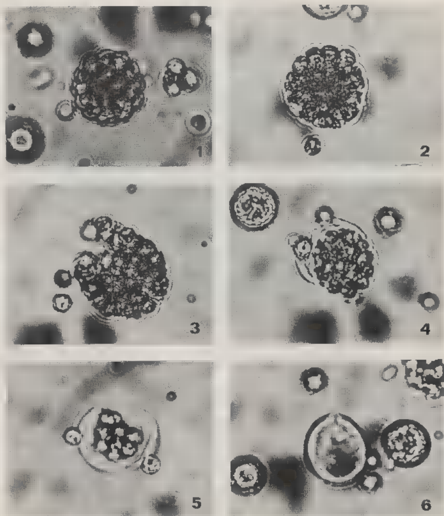


Figure 2 à 6: Séquence de la formation d'autospores chez *Botryococcus sudeticus.*

Une séric d'expériences a été réalisée pour déterminer l'effet de l'intensité lumineuse sur les cultures de *B. sudeticus* et les résultats obtenus peuvent être observés dans le Tableau 1. La croissance après 5 semaines de culture a une valeur maximale à 12841 ergs.cm^{-2}.sec^{-1}, tandis qu'à 6420 ergs.cm^{-2}.sec^{-1} cette croissance (biomasse sèche) ne présente que deux tiers de la valeur maximale.

Les cultures hétérotrophes dans un milieu minéral contenant une source carbonée (glucose) ne peuvent pas être obtenues sans l'addition d'un extrait extracellulaire issu de cultures photoautotrophes. Ceci s'explique par la

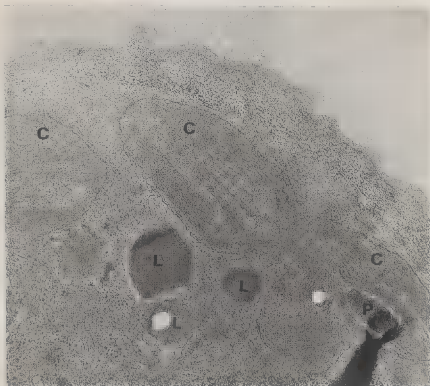


Figure 7: Photographie au microscope électronique de *Botryococcus sudeticus*. (C) chloroplastes; (L) corps huileux; (P) pyrénoïdes.

présence d'une ou plusieurs substances ayant la fonction de facteurs de croissance dans le milieu après la culture. Il semblerait que ces substances soient produites et sécrétées par les cellules seulement en présence de la lumière. L'une des caractéristiques de ces facteurs de croissance est leur thermostabilité (ils restent actifs même après l'autoclavage).

Chez tous les organismes photosynthétiques la vitesse initiale de photosynthèse augmente de façon proportionnelle avec l'intensité lumineuse à faibles intensités d'éclairement. Cette relation est décrite par une courbe asymptotique à éclairement saturant (Miller & Kamykowski, 1986). Il semble que ce comportement à intensités saturantes soit provoqué plutôt par la fixation de carbone que par le transport d'électrons (Sukenik *et al*, 1987). Le même type de relation intervient entre l'intensité lumineuse et la croissance (Sukenik *et al.*, 1989; Thompson *et al.*, 1990). Il semble, donc, que dans le cas de *B. sudeticus* les cultures se trouvent sous saturation de lumière à 12841 $ergs.cm^{-2}.sec^{-1}$.

Tableau I. - Effet de l'intensité lumineuse sur la production de biomasse et la composition cellulaire de *Botryococcus sudeticus* après 5 semaines de culture (16 hrs de lumière par jour).

	Intensité lumineuse (ergs.cm^{-2}. sec^{-1})			
	0	6426	12841	19260
Poids sec (mg/l)	636 (±53)	790 (±26)	1203 (±165)	1023 (±134)
Proteines (% p.s.)	13,26 (±2,05)	11,39 (±0,76)	8,48 (±1,00)	6,22 (±0,78)
Hydrates de carbone (% p.s.)	7,78 (±1,90)	13,17 (±2,28)	8,14 (±0,66)	9,91 (±1,27)
Lipides neutres (% p.s.)	3,01 (±0,48)	11,92 (±0,02)	14,65 (±1,50)	15,44 (±1,95)
Triglycérides (% p.s.)	1,60 (±0,26)	9,58 (±0,12)	12,03 (±1,23)	12,62 (±1,59)
Chlorophylles (mg/g p.s.)	0,00 (±0,00)	21,00 (±3,32)	10,97 (±1,92)	10,00 (±0,58)
Chl. a / Chl. b	-	1,47	1,12	1,85
Caroténoides (mg/g p.s.)	0,295 (±0,056)	0,865 (±0,150)	0,532 (±0,051)	0,512 (±0,071)

Les chiffres entre parenthèses indiquent l'écart-type de 5 expériences indépendantes. p.s. = poids sec.

La composition des cellules de *B. sudeticus* change avec l'intensité lumineuse (Tableau I). Les effets les plus importants sont une diminution proportionnelle de la teneur en protéine et une augmentation, aussi corrélative, des lipides neutres. L'augmentation de la teneur cellulaire en lipides neutres est surtout due à l'accumulation des triglycérides, lesquels ont augmenté de 1.6% de la biomasse sèche dans les cultures sous obscurité à plus de 12,6% dans les cultures sous 19260 ergs.cm^{-2}.sec^{-1}. Par contre, les autres lipides neutres ont varié seulement de 1,41% à 2,82% de la biomasse sèche.

Chez d'autres espèces de microalgues la teneur en protéines peut être soit augmentée (Ben-Amotz, 1987; Thompson *et al.*, 1990), soit diminuée (Thompson *et al.*, 1990) ou non changée (Sukenik *et al.*, 1989). En ce qui concerne les lipides neutres il existe peu d'information sur l'effet de la lumière, mais chez *B. sudeticus* l'accumulation de lipides est principalement sous forme de triglycérides, comme dans les cas de *Nitzschia closterium* (Ehr.) W. Smith (Orcutt & Patterson, 1974) et *Nannochloropsis* sp. (Sukenik *et al.*, 1989).

La production de chlorophylles chez *B. sudeticus* diminue de façon inverse et proportionnelle à l'intensité d'éclairement. L'effet est presque linéaire pour la chlorophylle totale. Les cultures hétérotrophes produisent des cellules étiolées, dépourvues de pigments verts. Cette diminution de la teneur en chlorophylles selon l'intensité d'éclairement a été aussi détectée chez plusieurs espèces d'algues (Constantopoulos & Bloch, 1967; Ben-Amotz, 1987; Sukenik *et al.*, 1987; Thompson *et al.*, 1990). Il est bien connu que le volume des chloroplastes diminue si l'intensité de la lumière augmente.

Chez *B. sudeticus*, comme dans le cas des autres algues (Spurgeon & Porter, 1980), la biosynthèse des caroténoïdes est indépendante de l'intensité

lumineuse, mais leur accumulation peut être fortement influencée par l'intensité lumineuse comme dans le cas de quelques espèces telles que *Dunaliella bardawil* Ben-Amotz et Avron (Ben-Amotz, 1987).

Il y a un autre paramètre concernant l'éclairement des cultures qui est celui du cycle lumière-obscurité. Les résultats de l'effet de la durée de la phase lumineuse sur la composition cellulaire sont montrés dans le tableau II. La production de biomasse, les teneurs en hydrates de carbone, lipides neutres et triglycérides augmentent proportionnellement avec le temps d'éclairement, tandis que la teneur en protéines diminue. Il faut indiquer que l'augmentation de la teneur en hydrates de carbone lorsqu'on augmente la durée d'éclairement est faible comparée aux variations observées pour les autres groupes de constituants.

Il n'existe pas dans la littérature d'informations concernant la relation entre la durée de la phase lumineuse et la composition cellulaire chez les algues. Par contre, dans des cultures effectuées avec un cycle lumière-obscurité, il est bien connu que la division cellulaire est réalisée durant la phase obscure et que les teneurs en protéines, hydrates de carbone et surtout lipides sont augmentées durant la phase lumineuse (Shifrin & Chisholm, 1981; Sukenik & Carmeli, 1990). Ces changements sont aussi détectables au niveau morphologique où le volume relatif des lipides dans la cellule augmente fortement pendant la phase lumineuse pour diminuer ensuite rapidement dans la phase obscure (Sicko-Goad *et al.*, 1988).

Tableau II - Effet de la durée de la phase lumineuse dans le cycle lumière-obscurité sur la production et la composition cellulaire des cultures de *Botryococcus sudeticus* après 5 semaines de cultures.

	Eclairement journalier (heures) [a]		
	0	16	24
Poids sec (mg/l)	636 (±53)	1042 (±80)	1589 (±178)
Proteines (% p.s.)	13,26 (±2,05)	7,03 (±0,77)	6,50 (±0,50)
Hydrates de carbone (% p.s.)	7,78 (±1,90)	8,18 (±1,64)	8,34 (±2,45)
Lipides neutres (% p.s.)	3,01 (±0,48)	13,49 (±0,96)	15,20 (±1,07)
Triglycérides (% p.s.)	1,60 (±0,26)	10,98 (±0,78)	12,45 (±0,88)
Chlorophylles (mg/g p.s.)	0,00 (±0,00)	8,80 (±0,29)	9,32 (±0,13)
Chl.a / Chl.b	_	1,16	1,16
Caroténoides (mg/g p.s.)	0,295 (±0,056)	0,412 (±0,071)	0,386 (±0,042)

Les chiffres entre parenthèses indiquent l'écart-type de 5 expériences indépendantes. p.s. = poids sec.
[a] L'intensité lumineuse dans la phase lumière a été de 19260 erg.cm^{-2}. sec^{-1}.

Chez *B. sudeticus,* les pigments ne sont pas affectés significativement par la durée de la phase lumineuse (Tableau II).

Dans les expériences antérieures, l'un des effets de la lumière a été le ralentissement ou l'accélération de divisions cellulaires. En vue d'éviter ce phénomène et de déterminer l'effet du transfert des cultures, soit à l'obscurité totale soit à la lumière continue, une série d'expériences a été réalisée en transférant des cultures dans la phase stationnaire de croissance sous ces deux conditions. C'est-à-dire que les cultures, après 5 semaines sous alternance lumière-obscurité, sont transférées en lumière continue ou à l'obscurité totale. Les cultures ont été analysées après 5, 6 et 7 semaines de culture, soit après 0, 1 et 2 semaines de traitement.

Dans la figure 8 sont montrés les résultats de l'évolution de la composition de la biomasse. On peut noter qu'à la lumière continue la biomasse sèche reste la même que dans le témoin, qui a toujours été soumis à l'alternance lumière-obscurité. Par contre, les cultures à l'obscurité totale perdent environ 30% de leur poids sec pendant la première semaine. Cette diminution peut être facilement expliquée par l'utilisation des réserves nutritives quand les cellules n'ont plus la possibilité de faire la photosynthèse. En effet, bien que les protéines restent identiques au témoin, les hydrates de carbone diminuent fortement de même que la quantité de lipides neutres. Dès 292mg de biomasse sèche perdus en moyenne pendant la première semaine dans un litre de culture, 52,5mg sont dus aux lipides neutres et 35,5mg aux hydrates de carbone. Ceci montre que les lipides neutres comme les hydrates de carbone servent en

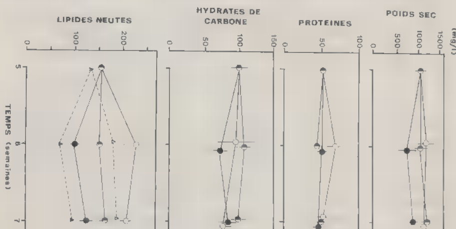


Figure 8: Evolutions des quantités de biomasse sèche, protéines, hydrates de carbone et lipides neutres dans les cultures (agées de 5 semaines) après le transfert sous lumière continue (o) et sous obscurité totale (●). Le contrôle (◐) a toujours été soumis à 16 heures de lumière par jour (19260 erg.cm^{-2}.sec^{-1}). Les lignes pointillées représentent la teneur en triglycérides. Les écart-types ont été calculés à partir de 4 expériences indépendantes.

tant que réserves énergétiques chez *B. sudeticus*. Dans le cas des lipides, les triglycérides ont été le plus métabolisés par les cellules à l'obscurité. Eux seuls ont enregistré une perte de 86mg.l^{-1} pendant la première semaine et par conséquent leur proportion a diminué de 82% à 72% des lipides neutres.

Les cultures transférées à la lumière continue, comme il a été dit auparavant, présentent les mêmes valeurs de poids sec que celles du contrôle; toutefois les protéines, après avoir augmenté pendant la première semaine, regagnent les valeurs du contrôle dès la deuxième semaine. Les hydrates de carbone diminuent légèrement mais progressivement; par contre les lipides neutres augmentent d'une façon très importante pendant la première semaine (Figue 4). Les lipides neutres passent d'environ 15% de la biomasse sèche à environ 20%, et cette augmentation est principalement due à la synthèse des triglycérides lesquels passent de 81% à 90% des lipides neutres pendant deux semaines de traitement. C'est-à-dire que les triglycérides augmentent de 12,32% à 17,26% du poids sec des cellules, tandis que les autres lipides neutres diminuent de 2,75% à 1,80% de la biomasse sèche.

CONCLUSIONS

Des résultats antérieurs, on peut retenir les observations suivantes: *Botryococcus sudeticus* a pu être isolé de la souche de *B. braunii* de la collection de Cambridge. La croissance de *B. sudeticus* et sa composition cellulaire sont affectées par l'intensité lumineuse et par le temps d'éclairement dans le cycle journalier. *B. sudeticus* est capable de croître sous conditions hétérotrophes dès que des facteurs de croissance sont présents. La teneur en protéines varie de façon inverse à l'intensité et au temps d'éclairement. En ce qui concerne les lipides neutres, la teneur est augmentée par l'intensité et par la durée de la phase lumineuse. Ces augmentations sont principalement dues à l'accumulation de triglycérides dans les cellules. Finalement, les triglycérides produits par *Botryococcus sudeticus* sont les plus importantes réserves nutritives et énergétiques des cellules.

RÉFÉRENCES

AARONSON S., 1973 - Effects of incubation temperature on the macromolecular and lipids content on the dinoflagellate *Ochromonas danica*. *J. Phycol.* 25: 686-692.

BEN-AMOTZ A., TORNABENE T.G. & THOMAS W.H., 1985 - Chemical profile of selected species of microalgae with emphasis on lipids. *J. Phycol.* 21: 72-81.

BEN-AMOTZ A., 1987 - Effect of irradiance and deficiency on the chemical composition of *Dunaliella bardawil* Ben-Amotz and Avron (Volvocales, Chlorophyta). *Plant Physiol.* 131: 479-487.

BOURRELLY P., 1966 - Les algues d'eau douce. Vol. 1, les algues vertes. Editions N. Boubée et Cie. Paris.

BROWN A.C., KNIGHTS B.A. & CONWAY E., 1969 - Hydrocarbon content and its relationship to physiological state in the green alga *Botryococcus braunii*. *Phytochemistry* 8: 543-547.

CHIRAC C., CASADEVALL E. & LARGEAU C., 1983 - Croissance et production d'hydrocarbures de l'algue *Botryococcus braunii* en cultures associées. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. Paris*, sér. 3, 297: 187-190.

CHODAT R., 1922 - Histoire des algues de la Suisse. *Bull. Soc. Bot. Genève* 2ème série 12: 66-144.

CONSTANTOPOULOS G. & BLOCH K., 1967 - Effect of light intensity on the lipid composition of *Euglena gracilis*. *J. Biol. Chem.* 242: 3538-3542.

GELPI E., ORO J., SCHNEIDER M.J. & BENNETT E.O., 1968 - Oleofins of high molecular weight in two microscopic algae. *Science* 161: 700-702.

GELPI E., SCHNEIDER H., MANN J. & ORO J., 1970 - Hydrocarbons of geochemical significance in microscopic microalgae. *Phytochemistry* 9: 602-603.

LEMMERMANN E., 1896 - Zur Algenflora des Riesengebirges. *Forsch. Biol. Stat. Z. Plön* 4: 88-133.

METZGER P., BERKALOFF C., CASADEVALL E. & COUTÉ A., 1985 - Alkadiene- and botryococcene-producing races of wild strain of *Botryococcus braunii*. *Phytochemistry* 24: 2305-2312.

MILLER R.L. & KAMYKOWSKI D.L., 1986 - Effect of temperature, salinity, irradiation and diurnal periodicity on growth and photosynthesis in the diatom *Nitzschia americana*: light-saturated growth. *J. Phycol.* 22: 339-348.

MURRAY J. & THOMPSON A., 1977 - Hydrocarbon production in *Anacystis montana* and *Botryococcus braunii*. *Phytochemistry* 16: 465-468.

ORCUTT D.M. & PATERSON G.W., 1974 - Effect of light intensity upon lipid composition of *Nitzschia closterium (Cylindrotheca fusiformis)*. *Lipids* 9: 1000-1003.

RENKONEN O., 1961 - A note on spectrophotometric determination of aryl ester groups in lipids. *Biochem. Biophys. Acta.* 54: 361-362.

SHIFRIN N.S. & CHISHOLM S.W., 1981 - Phytoplankton lipids: Interspecific differences and effects of nitrate, silicate and light-dark cycles. *J. Phycol.* 17: 374-384.

SICKO-GOAD L., SIMMONS M.S., LAZINSKY D. & HALL J., 1988 - Effect of light cycle on diatom fatty acid composition and quantitative morphology. *J. Phycol.* 24: 1-7.

SPURGEON S.L. & PORTER J.W., 1980 -Carotenoids. *In The Biochemical of Plants.* Academic Press, Vol. 4, pp. 419-483.

SUKENIK A., BENNETT J. & FALKOWSKI P., 1987 - Light-saturated photosynthesis-limitation by electron transport or carbon fixation ? *Biochim. Biophys. Acta.* 891: 205-215.

SUKENIK A., CARMELI Y. & BERNER T., 1989 - Regulation of fatty acid composition by growth irradiance level in the eustigmatophyte *Nannochloropsis* sp. *J. Phycol.* 25: 686-692.

SUKENIK A. & CARMELI Y., 1990 - Lipid synthesis and fatty acid composition in *Nannochloropsis* sp. (Eustigmatophyceae) growth in a light-dark cycle. *J. Phycol.* 26: 463-469.

THOMPSON P.A., HARRISON P.J. & WHYTE J.N.C., 1990 - Influence of irradiation on the fatty acid composition of phytoplankton. *J. Phycol.* 26: 278-288.

VAZQUEZ-DUHALT R. & GREPPIN H., 1987a - Growth and production of cell constituents in batch cultures of *Botryococcus sudeticus*. *Phytochemistry* 26: 885-889.

VAZQUEZ-DUHALT R. & GREPPIN H., 1987b - *Botryococcus sudeticus* Lemm., une algue productrice d'huile alimentaire. *Saussurea* 18: 55-63.

VAZQUEZ-DUHALT R. & ARREDONDO-VEGA B.O., 1990 - Oil production from microalgae under saline stress. *In* GRASSI G., GOSSE G. & DOS SANTOS G. (Eds.), *Biomass for Energy and Industry*. Elsevier Applied Science, London. Vol. 1, pp. 547-551.

SUR LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE L'*ANTITHAMNIONELLA SARNIENSIS* (RHODOPHYTA, CERAMIALES)

Francis MAGNE

Laboratoire de Biologie Végétale Marine, 7 quai Saint Bernard, 75252 Paris cedex 05.

RÉSUMÉ - L'*Antithamnionella sarniensis* Lyle, considéré jusqu'ici comme endémique de l'Atlantique nord-oriental, a été rencontré récemment sur la côte sud de l'Australie.

ABSTRACT - *Antithamnionella sarniensis*, to date considered a North-West Atlantic endemic, has been recently collected on the South coast of Australia.

Antithamnionella sarniensis Lyle est une délicate Céramiacée fréquente, et souvent abondante, sur les côtes atlantiques d'Europe occidentale, depuis le Portugal (Ardré, 1970) jusqu'à la Hollande (Athanasiadis, 1990).

Elle ressemble beaucoup à l'*Antithamnionella spirographidis* (Schiffner) Wollaston, espèce avec laquelle elle a été souvent confondue, en particulier après la parution de la "*Check-list*" (Parke & Dixon, 1968). En fait, ces deux espèces peuvent être distinguées, d'une part en se basant sur une étude attentive de leur morphologie (L'Hardy-Halos, 1968), d'autre part grâce à certains caractères de leur reproduction sexuée. En effet, l'*A. sarniensis* présente des anomalies, en particulier au niveau de la formation des tétraspores; au cours de celle-ci, le clivage du protoplasme du tétrasporocyste peut être incomplet, ce qui entraîne des monstruosités de développement et l'avortement de très nombreuses germinations (Magne, 1986a); en outre, la méiose peut y faire défaut (Magne, 1986b). Au contraire, chez l'*A. spirographidis*, les tétraspores se forment normalement et chacune d'elles donne naissance à un gamétophyte, ainsi que l'a observé L'Hardy-Halos (1985), ce qui a été confirmé dans notre laboratoire par l'étude de la descendance de deux souches (n° 421 et n° 566) appartenant à cette dernière espèce (résultat non publié).

Chez *A. sarniensis* étudié en culture, les tétraspores capables de se développer donnent naissance, soit directement à de nouveaux tétrasporophytes si elles ont été formées avec apoméiose, - ce qui intervient dans une proportion variable selon la souche considérée, - soit à des gamétophytes mâles et femelles lorsqu'elles sont consécutives à une méiose effective (Magne, 1986b). Les cultures permettent donc de disposer de gamétophytes, possibilité que

n'offrent pratiquement pas les récoltes dans la nature; l'espèce, bien qu'abondante, ne s'y rencontre en effet, à de très rares exceptions près (L'Hardy-Halos, 1985), qu'à l'état de tétrasporophytes, phénomène qui n'a pas encore reçu d'explication satisfaisante.

L'espèce a été décrite à partir d'exemplaires récoltés en 1921 à Guernesey (Lyle, 1922), mais Hamel (1924) a montré qu'elle était présente déjà avant cette date sur les côtes de Bretagne et de Normandie, et qu'elle semble ne pas avoir été rencontrée avant le 12 février 1910 où Mademoiselle Doublet l'a récoltée pour la première fois à Cherbourg. On s'accorde donc pour considérer qu'elle a du apparaître sur les côtes européennes aux alentours du début du siècle, en provenance d'une région du monde encore inconnue. Lyle (1922, 1926), constatant qu'elle est systématiquement proche de certaines espèces du Cap Horn et du Cap de Bonne-Espérance, a émis l'hypothèse qu'elle pourrait provenir d'une des côtes bordant l'Atlantique sud. L'algue n'y a pas encore été retrouvée avec certitude; toutefois, selon Athanasiadis (1990), il ne serait pas impossible qu'elle soit conspécifique d'*Antithamnionella ternifolia* (Hooker et Harvey) Lyle du Cap Horn ou d'*Antithamnionella seriata* Baardseth de Tristan da Cunha, ou même d'une espèce connue de Nouvelle Zélande, *Antithamnion adnatum* (J. Ag.) J. Ag. Mais toutes ces suppositions ne sont présentement que des hypothèses de travail, appelant une étude comparative minutieuse d'un matériel abondant de ces différents taxons ainsi que des cultures en parallèle de leurs représentants, ce qui reste entièrement à faire encore. Si bien qu'actuellement on doit, avec Athanasiadis (1990), considérer qu'*Antithamnionella sarniensis* est une endémique nord-atlantique dont l'aire de répartition est limitée aux côtes d'Europe, depuis le Portugal jusqu'à l'Écosse.

Or, en 1988, au cours de l'excursion organisée par le 3e Congrès Phycologique International sur la côte sud de l'Australie entre Melbourne et Adélaïde, j'ai pu y récolter l'*Antithamnionella sarniensis* le 21 août à Apollo Bay (Victoria). Le matériel provenait d'un lot d'algues diverses prélevé au voisinage du port à quelques mètres de profondeur en plongée en apnée par le Dr. W.F. Prud'homme van Reine et généreusement abandonné par lui aux participants à l'excursion. L'*A. sarniensis* y était à l'état de quelques fragments stériles qui ont permis d'établir une culture brute rapportée en France et constituant le point de départ d'une souche unialgale conservée au Laboratoire de Biologie végétale marine sous le n° 765.

Son étude en culture a permis d'établir que: 1) l'algue présente une morphologie identique à celle des échantillons d'*Antithamnionella sarniensis* qu'on récolte sur nos côtes atlantiques; 2) la souche est de nature tétrasporophytique; 3) dans une proportion notable, les tétraspores avortent ou connaissent un début de développement anormal par suite d'un clivage défectueux du protoplasme dans le tétrasporocyste; 4) la germination des tétraspores viables a fourni, pour 100 plantules, 14 tétrasporophytes et 86 gamétophytes, mâles et femelles y étant en nombre sensiblement égal (45 mâles et 41 femelles), ce qui conduit à penser que, dans cette souche, les tétrasporocystes sont apoméiotiques dans une proportion d'environ 14%. La présence de ces anomalies, très étroitement comparables à celles qui caractérisent les souches

européennes, et l'identité des caractères morphologiques de ces dernières et de la souche australienne, établissent de façon péremptoire que l'on est bien dans les deux cas en présence d'une seule et même espèce.

Cette espèce est nouvelle pour l'Australie; elle n'a notamment pas été rencontrée par E. Wollaston qui s'est consacrée à l'étude systématique des Ceramiaceae-Crouanieae de la côte sud de l'Australie et ne la signale dans aucune de ses publications relatives à cette région du globe (1968, 1984).

La découverte de l'*A. sarniensis* aux antipodes de la zone géographique où cette espèce est connue avec certitude et à laquelle on la croyait confinée, étend considérablement son aire de répartition qui se présente maintenant de façon très discontinue. Cette situation peut être interprétée simplement en admettant son transport, par bateau très vraisemblablement, depuis l'Europe occidentale jusqu'en Australie, et ceci sans doute à une date récente étant donné la rareté de l'espèce en cette dernière place. L'introduction en Australie d'espèces marines en provenance des eaux européennes semble être un évènement non exceptionnel (Skinner & Womersley, 1983); Wollaston (1968, p. 347) a d'ailleurs expliqué déjà de cette façon la présence en Australie de l'*A. spirographidis,* espèce qui n'était connue auparavant que des côtes européennes.

A l'avenir, il sera intéressant de suivre l'extension de ces deux espèces sur les côtes sud de l'Australie, et en particulier d'observer si l'*A. sarniensis* devient aussi exubérant qu'il l'est si fréquemment sur la côte atlantique française.

REMERCIEMENTS

L'auteur est reconnaissant envers le Dr W.F. Prud'homme van Reine qui lui a permis de disposer de sa récolte, et envers le Prof. B. Womersley et le Dr E. Wollaston, organisateurs de l'excursion. Il tient aussi à remercier M. C. Bidoux pour l'entretien des cultures.

BIBLIOGRAPHIE

ARDRÉ F., 1970 - Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. 1: la flore. *Portug. Acta Biol.* Ser. B, 10 (1-4): 1-423, 56 pl.

ATHANASIADIS A., 1990 - Evolutionary biogeography of the North Atlantic antithamnioid algae. *In* GARBARY D.J. & SOUTH G.R. (Eds.), *Evolutionary biology of the marine algae of the North Atlantic.* Springer-Verlag, Berlin, pp. 219-240.

HAMEL G., 1924 - Sur l'apparition d'une algue nouvelle sur les côtes de Bretagne et de Normandie (*Antithamnionella sarniensis* Lyle). *Rev. Algol.* 1: 50-52.

L'HARDY-HALOS M.-T., 1968 - Les Ceramiaceae (Rhodophyceae Florideae) des côtes de Bretagne. 1: le genre *Antithamnion* Nägeli. *Rev. Algol.* N.S. 9: 152-183.

L'HARDY-HALOS M.-T., 1985 - Les Ceramiaceae (Rhodophyceae) des côtes de Bretagne, 2. Particularités biologiques de l'*Antithamnion sarniense* Lyle) G. Feldmann et de l'*A. spirographidis* Schiffner. *Rev. Cytol. Biol. Vég., Bot.* 8: 89-116.

LYLE L., 1922 - *Antithamnionella,* a new genus of algae. *J. Bot.* 60: 346-351.

LYLE L., 1926 - Marine algae found on a salvaged ship. *J. Bot.* 64:183-186.

MAGNE F., 1986a - Anomalies du développement chez *Antithamnionella sarniensis* (Rhodophyceae, Ceramiaceae), 1: Formation et début du développement des tétraspores. *Cryptogamie, Algol.* 7: 135-147.

MAGNE F., 1986b - *idem*, 2: Nature des individus issus des tétraspores. *Cryptogamie, Algol.* 7: 215-229.

PARKE M. & DIXON P.S., 1968 - Check-list of British marine algae - Second revision. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 48: 783-832.

SKINNER S. & WOMERSLEY H.B.S., 1983 - New records (possibly introductions) of *Striaria, Stictyosiphon* and *Arthrocladia* (Phaeophyta) for Southern Australia. *Trans. Roy. Soc. South Australia* 107: 59-68.

WOLLASTON E.M., 1968 - Morphology and taxonomy of Southern Australian genera of Crouanieae (Ceramiaceae, Rhodophyta). *Austral. J. Bot.* 16: 217-417.

WOLLASTON E.M., 1984 - Species of Ceramiaceae (Rhodophyta) recorded from the International Indian Ocean Expedition, 1962. *Phycologia* 23: 281-299.

CONTRIBUTION À LA CONNAISSANCE D'UN *STYPOPODIUM* (DICTYOTALES, PHAEOPHYCEAE) INSTALLÉ RÉCEMMENT SUR LES CÔTES SYRIENNES

H. MAYHOUB* et C. BILLARD**

* Faculté des Sciences, Université de Tichrine, Lattaquié (Syrie)
** Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée, Université de Caen, 39 rue Desmoueux, 14000-Caen (France).

RÉSUMÉ - Connu à l'origine des Antilles, *Stypopodium zonale* s'est établi en certaines localités des côtes syriennes où il devient largement envahissant. Nos observations sur ses caractères morphologiques, anatomiques et reproducteurs sont exposées et les premiers stades du développement à partir de spores indivises sont décrits.

ABSTRACT - Originally known from the Caribbean, *Stypopodium zonale* is now established in certain localities of the Syrian coastline and becoming largely invasive. Its vegetative and reproductive characteristics are illustrated and early development in culture is described.

MOTS CLÉS : *Stypopodium*, Dictyotales, Phaeophyceae, extension, Syrie, Méditerranée.

INTRODUCTION

Le genre *Stypopodium* a été créé par Kützing en 1843 mais son individualité n'a été universellement admise que beaucoup plus tard grâce aux travaux de Weber-Van Bosse (1913) et de Papenfuss (1940). Jusqu'en 1977, *Stypopodium* ne comprenait que deux espèces: *S. zonale* (Lamouroux) Papenfuss, connu à l'origine des Antilles mais largement répandu dans l'Atlantique tropical et subtropical (Taylor, 1960) et retrouvé en Afrique du Sud, dans la Mer Rouge et au Japon (Papenfuss, 1940, 1968; Chihara, 1975); la deuxième espèce étant le *S. flabelliforme* décrit par Weber-Van Bosse d'Indonésie. En 1977 Abbott rattache l'espèce *Zonaria hawaiiensis* Doty et Newhouse au genre *Stypopodium* sous la nouvelle combinaison *S. hawaiiensis* (Doty et Newhouse) Abbott, tandis que Papenfuss (1977) réduit le *S. zonale* à un synonyme du *S. fuliginosum* (Martius) Kützing qu'il considère alors comme le lectotype. En 1983 Allender & Kraft révèlent l'identité de *Zonaria australasica* Zanardini qui devient *Stypopodium australasicum* (Zanard.)

Allender et Kraft. Ces auteurs confirment par ailleurs la position systématique du *S. flabelliforme* mise en doute auparavant par Abbott (1977) et en distinguent une nouvelle variété de New South Wales. Tout récemment enfin le genre est signalé en Méditerranée par Nizamuddin & Godeh (1989) qui décrivent une nouvelle espèce, *S. tubruqense* à partir de matériel récolté en Lybie.

Au cours de prospections régulières le long des côtes syriennes, nous avions nous-même constaté l'apparition subite en 1979, puis l'extension rapide au cours des années quatre-vingts d'un *Stypopodium* qui est devenu actuellement très commun et fort abondant. Ce travail a donc pour objet de confirmer la présence de ce genre en Méditerranée et d'exposer les résultats de nos observations sur le matériel syrien. L'identité de l'espèce méditerranéenne nous a amenés à revoir également le problème de la distinction entre *S. zonale* et *S. australasicum*. Nous voulons enfin et surtout attirer l'attention des algologues méditerranéens sur cette algue envahissante qui a toutes les chances de s'étendre sur une grande partie de ses rivages.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons qui ont servi à la présente étude ont été récoltés en plongée dans les biotopes photophiles de l'étage infralittoral des localités suivantes (Fig. 1): Tartous (20/7/84; 14/5/87; 15/6/88; 10/9/89); Ile de Rouad (15/6/88; 28/11/89); Jablé (15/5/87; 3/7/88; 17/4/89); Banias (15/6/88; 12/7/89); Minet-el-Beida (15/7/79; 2/7/84; 20/8/88); Bassite (21/7/87; 26/7/88). Au total plus de 100 spécimens ont été examinés soit sur le vivant, soit après conservation dans de l'eau de mer formolée à 5%. Les coupes de thalles ont été pratiquées selon les recommandations de Abbott (1977). Les cultures, maintenues à température ambiante et à la lumière naturelle, ont été réalisées dans l'Erd-Schreiber modifié selon la formule de Cosson (1973).

D'autre part nous avons entrepris une surveillance des populations de *Stypopodium*, notamment aux environs de Tartous et de Lattaquié, afin de suivre son extension et d'obtenir des renseignements sur sa biologie et son écologie en observant les variations saisonnières susceptibles d'intervenir au cours de son développement. Une autre source d'information non négligeable dans le cas de cette algue afin d'estimer son importance quantitative et sa distribution tout le long des côtes syriennes, a été la recherche du matériel rejeté en épave suite aux tempêtes ou aux conditions de mer fortement agitée.

RÉSULTATS

Caractères morphologiques et anatomiques

L'algue récoltée en Syrie a généralement 10 à 20cm de hauteur, mais les individus vigoureux et bien développés peuvent dépasser les 30cm. Le thalle brièvement stipité se fixe par un amas de rhizoïdes situés à la base du stipe. La croissance est assurée par une rangée de cellules situées aux extrémités

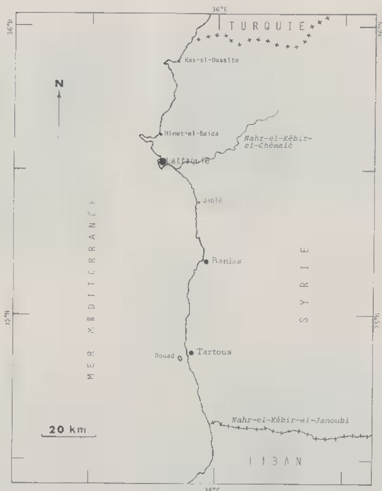
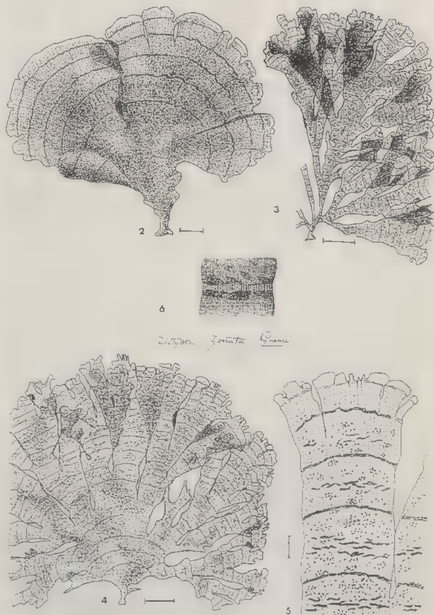


Fig. 1 - La côte syrienne: emplacement des localités de récolte.

margino-apicales de la fronde. Les jeunes thalles se présentent sous la forme d'un éventail (Figure 2) qui devient par la suite plus ou moins découpé en lanières cunéiformes enchevêtrées dont la largeur varie de 0,5 à 7cm. Malgré les variations morphologiques souvent importantes, dues à l'âge des thalles et à leurs conditions écologiques, l'algue est bien reconnaissable à ses frondes nettement zonées (Figuer 2-6) présentant sous l'eau une forte iridescence vert-bleuté qui se superpose à leur couleur jaunâtre. De consistance assez ferme sur le vivant, l'algue devient brun foncé après dessication. Bien visibles à l'oeil nu grâce à leur teinte plus soutenue, les zones concentriques sont conditionnées par l'existence de rangées successives de poils (ou de leurs cicatrices) à inter-


2
3
6
4
5

valles plus ou moins réguliers allant de 4 à 15mm. Les thalles adultes montrent en outre de nombreuses petites bandes pilifères discontinues et localisées entre deux zones concentriques consécutives (Figure 5).

En vue superficielle, les cellules sont généralement rectangulaires et disposées en files longitudinales dans la partie distale du thalle alors que leur disposition devient de plus en plus irrégulière au fur et à mesure que l'on se rapproche de la base.

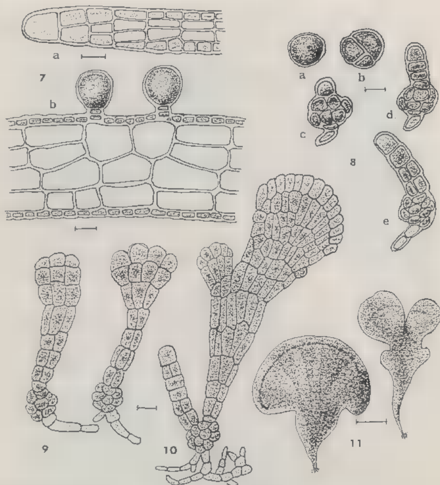
Les coupes longitudinales passant par le sommet de la fronde montrent que celle-ci devient rapidement constituée de 4 couches de cellules (Fig. 7a). Ensuite, et sur une grande partie du thalle, les coupes longitudinales et transversales laissent voir une structure composée de 6 assises cellulaires (Figure 7b) alors qu'à proximité du stipe la fronde présente 7 à 9 assises. Les cellules superficielles sont petites (20-30 x 8-16µm) à contenu très dense, riche en plastes. Les cellules internes sont beaucoup plus volumineuses et mesurent 70-120 x 40-70 µm. Il convient de souligner que les cellules médullaires sont disposées irrégulièrement sans former de lignées régulières verticales ou horizontales ce qui est le cas du genre *Zonaria* C. Agardh.

Reproduction et premiers stades du développement

Nous avons examiné plus de 100 thalles récoltés dans plusieurs localités et à différentes époques de l'année. Les thalles fructifiés sont tous des sporophytes. Les sporocystes sont isolés ou bien répartis en petits groupes et dispersés dans la zone interpilifère sur les deux faces du thalle (Figure 5). Il n'y a ni paraphyses ni indusie, et les coupes montrent que les sporocystes sont pédicellés (Figure 7b). A maturité ils sont grossièrement sphériques et mesurent 100µm de diamètre environ. Leur division devant conduire à la formation de quatre spores n'a jamais pu être observée dans nos spécimens et les sporocystes de fragments de thalles maintenus en culture en vue d'obtenir des tétraspores ont libéré leur contenu indivis. Celui-ci après libération s'entoure d'une paroi (Fig. 8a) et se divise après 48h (Figure 8b) pour donner un massif cellulaire composé à l'âge de 5 jours de 6 à 16 cellules (Figure 8c et d). On voit bientôt apparaître sur ce nodule basal l'ébauche du thalle dressé avec la cellule apicale qui engendre par des divisions transversales successives un axe érigé: les cellules axiales ne tardent pas à se diviser longitudinalement pour former des cellules péricentrales (Figure 8e) conduisant ainsi à l'élaboration rapide d'une structure polystique. Au pôle opposé, le nodule basal émet un pro-

---

Fig. 2-6: *Stypopodium zonale*. - Fig. 2. Jeune thalle récolté dans le milieu naturel. Figs 3-4. Thalles adultes dont l'aspect très variable résulte d'une ramification accentuée et compliquée par des fissures longitudinales plus ou moins nombreuses et plus ou moins profondes. Fig. 5. Portion d'un thalle fertile montrant la disposition des sporocystes (points noirs) et l'existence de zones pilifères discontinues en sus des zones continues. Fig. 6. Dessin inédit de Lamouroux conservé dans son herbier (CN) et montrant la disposition des sporocystes chez *D. zonata* (= *S. zonale*). Echelle: fig. 2 = 4mm; figs 3-4 = 2cm; fig. 5 = 3mm.



Figs 7-11. *Stypopodium zonale.* - Fig. 7. Coupes longitudinales du thalle: a. dans la zone margino-apicale; b. dans la zone moyenne du thalle fertile. Fig. 8. Premiers stades du développement: a. spore; b. division de la spore après 48h; c, d. formation d'un nodule basal avec apparition d'un axe dressé et de l'initiale rhizoïdienne (âge: 5 jours); e. début des divisions longitudinales des cellules axiales. Fig. 9. Formation d'une rangée de cellules margino-apicales et évolution de l'axe en lame dressée (âge: 15 Jours). Fig. 10. Plantule montrant la ramification de la lame dressée et l'apparition d'une nouvelle pousse (âge: 21 jours). Fig. 11. Jeunes plantes âgées de 2 mois montrant deux formes de thalles obtenues dans le même récipient de culture. Echelles: figs 7-10 = 50µm; fig. 11 = 3mm.

longement filamenteux qui s'allonge et se cloisonne transversalement pour former un rhizoïde (Figures 8-10). Au cours des jours suivants, l'initiale apicale se divise longitudinalement conduisant à l'individualisation d'une rangée de

cellules margino-apicales qui assurent désormais la croissance des plantules (Figures 9-10). Par ailleurs il n'est pas rare d'observer l'apparition de nouvelles pousses dressées à partir d'un même nodule basal (Figure 10); ceci concorde avec nos observations dans la nature où l'on trouve souvent plusieurs frondes sur un même pied. A l'âge de deux mois les plantules ont un thalle flabelliforme ou divisé en lobes (Figure 11) et sont donc comparables aux jeunes thalles récoltés dans le milieu naturel. Les cultures n'ont pas été suivies jusqu'au stade adulte.

Ecologie

Cette algue semble inféodée aux biotopes photophiles de l'étage infralittoral. Elle se développe de préférence dans les stations protégées contre la forte agitation de l'eau et se trouve associée aux peuplements à *Cystoseira barbata* (Good. et Woodw.) C. Agardh et *C. crinita* Bory, mais se rencontre également sur les concrétionnements d'algues calcaires et les fonds spongifères à Tartous, Jablé et Bassite. Elle persiste aussi sur les fonds meubles où elle se fixe sur les éléments figurés (cailloux, galets, coquilles) et avoisine alors les prairies de Zostères et les peuplements de Caulerpes.

La densité des populations, la taille des thalles et leur morphologie varient nettement avec la profondeur et le degré d'agitation des eaux. C'est ainsi que sur les bordures rocheuses situées entre 50 et 100cm de la surface, les individus sont toujours épars et ne dépassent jamais 10cm, tandis que les pieds développés au-delà de 3m de profondeur peuvent atteindre fréquemment 15 à 25cm de hauteur. C'est également à partir de cette profondeur que les peuplements de cette espèce acquièrent une forte densité et deviennent largement dominants, notamment dans les localités de mode relativement calme (baies, anses, calanques, eaux portuaires).

La période de végétation active de l'espèce en Syrie s'étend de mars à septembre. Les thalles adultes peuvent être récoltés dès la fin avril. Au cours des mois suivants, on constate qu'une grande quantité de cette algue est couramment rejetée sur les plages: ainsi fin juin 1989, plus de 50 tonnes d'épaves constituées presqu'exclusivement des thalles de cette espèce ont été rencontrées à Tartous près du port! Plusieurs dizaines de tonnes ont été également observées à Banias, Jablé et à Minet-el-Beida au cours du mois de juillet. Ceci est d'autant plus spectaculaire que les algues méditerranéennes ne fournissent jamais de telles quantités d'épaves. Dès la fin de l'été, l'algue se raréfie et se trouve cantonnée dans les stations particulièrement protégées contre l'agitation des eaux. L'extinction des populations est donc presque complète avant l'arrivée de l'hiver. Néanmoins la prospection attentive des grandes cuvettes creusées dans les plates-formes à vermets présentes notamment dans l'île de Rouad, nous a révélé le développement d'une nouvelle génération de l'algue représentée par de petits thalles flabelliformes de 1 à 3cm de hauteur et qui ne se distinguent des jeunes frondes du genre *Padina* Adanson que grâce à leur iridescence vert-bleuté et à leur fronde à bord non enroulé. La croissance de ces thalles semble très lente en hiver et il faut attendre le printemps pour as-

sister à une repousse importante qui aboutira à une reconstitution rapide des peuplements.

DISCUSSION

Par l'ensemble de leurs caractères, nos spécimens correspondent donc bien à la définition du genre *Stypopodium* telle qu'elle est maintenant admise (Taylor, 1971; Abbott, 1977; Allender & Kraft, 1983). Ce genre comprend, comme nous l'avons déjà indiqué, cinq espèces actuellement. Par leurs thalles dressés, nos exemplaires se distinguent aisément de *S. flabelliforme* et de *S. hawaiiensis* dont les frondes sont prostrées. Nous avons pu comparer notre espèce à l'échantillon-type du *S. zonale* provenant des Antilles et conservé dans l'herbier Lamouroux, à Caen (CN), sous le nom de *Dictyota zonata* (Lamx) Lamx (Lamouroux, 1809). A ce sujet, il nous paraît préférable d'adopter définitivement comme type du genre *Stypopodium* l'espèce *S. zonale* plutôt que le *S. fuliginosum* proposé par Papenfuss (1977): d'une part parce que l'on n'est pas certain de la véritable identité de l'échantillon-type du *S. fuliginosum*, au demeurant espèce mal connue; d'autre part, et même en admettant la conspécificité de ces deux espèces, l'épithète spécifique *zonale* (basionyme: *Fucus zonalis* Lamx, Lamouroux, 1805, p. 38, pl. 25, fig. 1) doit bénéficier de l'antériorité par rapport à celle de *fuliginosum* (basionyme: *Zonaria fuliginosa* Martius, Martius *et al.*, 1833, p. 25, pl. 2, fig. 1).

L'algue syrienne présente une morphologie très proche de l'échantillon-type de *S. zonale*. La disposition des sporocystes correspond également à la description de Lamouroux (cette dernière est illustrée par la figure 6 reproduisant un dessin original, annoté de Lamouroux et conservé dans son herbier): ils se trouvent à la fois à proximité des zones pilifères et aussi disséminés dans l'intervalle de deux zones consécutives. Ceci est en contradiction avec les observations de Taylor (1960): selon lui les sporocystes de *S. zonale* seraient disposés en bordure des zones pilifées. Ce caractère est repris par Allender & Kraft (1983) pour distinguer le *S. australasicum* du *S. zonale* (sous le nom de *S. fuliginosum*): chez *S. australasicum* les sporocystes ne sont pas limités à la proximité des zones pilifères. La description et la figure données par ces auteurs rappellent de très près ce que nous avons observé et conclu à propos de la localisation effective des sporocystes chez *S. zonale* (comparer la fig. 11 A de Allender & Kraft, 1983, à notre figure 5). Par conséquent ce caractère ne permet pas de séparer *S. australasicum* de *S. zonale*. Dès lors la distinction entre ces deux espèces, au demeurant morphologiquement très semblables, devient subtile puisque le second caractère invoqué par Allender & Kraft pour les distinguer n'est basé que sur des différences dans le mode de différenciation apicale des thalles: celui observé chez *S. australasicum* étant différent de celui décrit par Abbott (1977) chez *S. zonale*. A cet égard, l'examen de nos spécimens confirme les observations d'Abbott. Remarquons cependant que si ce caractère paraît net pour la distinction entre différents genres de Dictyotales, il l'est beaucoup moins entre espèces d'un même genre. Il pourrait néanmoins présenter un réel intérêt pour la reconnaissance de l'espèce australienne s'il s'avère constant et non pas lié à un état physiologique particu-

lier, conditionné par des facteurs écologiques ou en rapport avec l'âge de l'algue.

La création de l'espèce *S. tubruqense* pour les échantillons de Lybie (Nizamuddin & Godeh, 1989) semble peu justifiée car les caractères morphologiques et anatomiques fondamentaux de l'algue de Lybie et de *S.zonale* ne sont pas différents. Par ailleurs nous constatons que l'écologie des algues lybiennes et syriennes est la même: dans les deux cas il s'agit d'une espèce de grande taille vivant à faible profondeur et fournissant une grande quantité d'épaves.

En ce qui concerne la biologie de *S. zonale* en Méditerranée, les essais de mise en culture nous ont permis de décrire les premiers stades de son développement et d'observer la germination directe du contenu des sporocystes sans formation de véritables tétraspores. Cette anomalie accompagnée d'une rareté ou d'absence de gamétophytes est déjà signalée chez d'autres Dictyotales (Feldmann, 1937; Gayral, 1958; Gaillard, 1972). Mais dans ces cas, l'existence d'un cycle normal juxtaposé au cycle annexe exclusivement tétrasporophytique a été prouvé (Gaillard, 1972, 1973) alors que chez *Stypopodium* seuls des thalles mâles sont connus jusqu'à présent (Nizamuddin & Godeh, 1989): il est fort possible néanmoins que les thalles femelles existent. Les caractères relatifs à la reproduction sexuée restent donc à élucider et le problème de l'alternance de générations se pose entièrement. Toutefois le développement spectaculaire et l'extension rapide de cette algue sur les côtes syriennes dans la dernière décennie permettent de penser que sa biologie n'est nullement affectée par l'absence ou tout au moins la rareté des gamétophytes. Ceci rejoint d'autres observations qui montrent que la génération sporophytique domine fréquemment dans les populations de Dictyotales des zones tropicales ou tempérées (voir Clayton, 1988).

La présence du *S. zonale* en Syrie et son extension sont d'autant plus intéressantes à signaler qu'il s'agit d'une espèce envahissante ayant donc pénétré récemment en Méditerranée et qui, en dépit de la concurrence avec la végétation locale, est devenue non seulement très abondante mais de plus tout à fait dominante. En effet, contrairement aux espèces originaires de la Mer Rouge précédemment signalées en Méditerranée orientale (Aleem, 1948; Rayss, 1941, 1963; Mayhoub, 1976) et qui sont restées cantonnées dans quelques localités favorables à leur développement, le *S. zonale* semble avoir une ampltitude écologique beaucoup plus importante. Son caractère eurytherme est manifeste lorsqu'on considère sa répartition géographique très étendue. La présence de cette algue en Afrique du Sud (Papenfuss, 1940) et en Caroline du Nord (Searles, *in* Abbott, 1977) est tout à fait significative, car la température des eaux dans ces deux régions est comparable à celle de la Méditerranée en général. *S. zonale* déjà bien implanté en Syrie, et également présent en Lybie, a donc toutes les chances de conquérir une plus grande partie des côtes méditerranéennes et rappelle le cas de l'algue japonaise, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt qui poursuit son extension sur les côtes européennes (Norton, 1976; Belsher *et al.*, 1984; Knoepffler-Péguy *et al.*, 1985).

Rappelons cependant qu'il existe d'autres Dictyotales susceptibles de constituer des populations remarquables dans l'infralittoral. Ainsi *Zonaria tournefortii* (Lamx) Mont. forme aux Açores des peuplements très denses jusqu'à 30-40m de profondeur, sur des km^{-2}, et qui, rejetés en quantité énorme, sont exploités comme engrais (Ardré *et al.*, 1973). Un autre *Zonaria, Z. diesingiana* J. Agardh forme des populations pratiquement pures à 7m de profondeur sur les fonds plats et domine largement la végétation d'autres faciès jusqu'à moins 30m et au-delà, dans plusieurs îles situées au large de la côte est de l'Australie (Allender & Kraft, 1983).

Une particularité propre au *S. zonale* peut être invoquée pour expliquer sa compétitivité: rappelons que cette algue renferme diverses substances naturelles actives, notamment une puissante ichtyotoxine, la stypoldione (Gerwick *et al.*, 1985) qui vraisemblablement dans la nature décourage le broutage par les poissons herbivores. La stypoldione qui est un inhibiteur de la polymérisation des microtubules, possèderait en outre des propriétés antitumorales intéressantes (O'Brien *et al.*, 1984), ce qui permet peut-être à long terme d'envisager des applications pharmacologiques pour cette algue.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements à F. Ardré (Muséum National d'Histoire Naturelle), G.T. Kraft (Université de Mulhouse) et P.S. Silva (Université de Californie) pour la Communication de documents relatifs au genre *Stypopodium.*

BIBLIOGRAPHIE

ABBOTT I.A., 1977 - On the identity of *Zonaria hawaiiensis* (Phaeophyta, Dictyotales). *Bull. Jap. Soc. Phycol.*, 25, suppl. (Mem. Iss. Yamada): 1-8.

ALEEM A.A., 1948 - The recent migration of certain Indo-Pacific algae from the Red Sea in the Mediterranean. *New Phytol.* 47: 88-94.

ALLENDER B.M. & KRAFT G.T., 1983 - The marine algae of Lord Howe Island (New South Wales): The Dictyotales and Cutleriales (Phaeophyta). *Brunonia* 6: 73-130.

ARDRÉ F., BOUDOURESQUE C.-F. & CABIOCH J., 1973 - Note préliminaire sur la mission "Biaçores" du N.O. Jean Charcot (Algologie). *Bull. Soc. Phycol. France* 18: 30-32.

BELSHER T., BAILLY DU BOIS P. & SALOU N., 1984 - Expansion de l'algue d'origine japonaise, *Sargassum muticum* sur les côtes françaises de 1983 à 1984. *Cah. Biol. Mar.* 25: 449-455.

CHIHARA M., 1975 - Geographic distribution of marine algae in Japan. *In* TOKIDA J. & HIROSE H. (Eds.), *Advance of Phycology in Japan.* Iéna, VEB Gustav Fisher Verlag, pp. 241-253.

CLAYTON M.N., 1988 - Evolution and life histories of brown algae. *Bot. Mar.* 31: 379-387.

COSSON J., 1973 - Influence des conditions de culture sur le développement de *Laminaria digitata* (L.) Lamx. *Bull. Soc. Phycol. France* 18: 104-112.

FELDMANN J., 1937 - Les algues marines de la côte des Albères. I-III. Cyanophycées, Chlorophycées, Phéophycées. *Rev. Algol.* 9: 141-331.

GAILLARD J., 1972 - Quelques remarques sur le cycle reproducteur des Dictyotales et sur ses variations. *Soc. Bot. France, Mém. 1972: 145-150.*

GAILLARD J., 1973 - Quelques remarques sur *Dilophus fasciola* (Dictyotales, Dictyotacées). *Bull. Soc. Phycol. France* 18: 65-67.

GAYRAL P., 1958 - *Algues de la côte atlantique marocaine.* Rabat, La Nature au Maroc, 527p.

GERWICK W.H., FENICAL W. & NORRIS J.N., 1985 - Chemical variation in the tropical seaweed *Stypopodium zonale* (Dictyotaceae). *Phytochemistry* 24: 1279-1283.

KNOEPFFLER-PEGUY M., BELSHER T., BOUDOURESQUE C.-F. & LAURET M., 1985 - *Sargassum muticum* begins to invade the Mediterranean. *Aquatic Bot.* 23: 291-295.

KÜTZING F.T., 1843 - *Phycologia generalis.* Leipzig, xxxii + 458 p.

LAMOUROUX J.V.F., 1805 - *Dissertations sur plusieurs espèces de Fucus, peu connues ou nouvelles, avec leur description en latin et en français.* Agen, xxiv + 83 p.

LAMOUROUX J.V.F., 1809 - Exposition des caractères du genre *Dictyota* et tableau des espèces qu'il renferme. *J. de Bot.* Paris 2: 38-44.

MARTIUS K.-F.P. von, ESCHWEILER F.G. & NEES von ESENBECK C.C., 1833 - *Algae, Lichenes, Hepaticae exposueront. In* MARTIUS K.-F.P. von, *Flora Brasiliensis seu enumeratio plantarum in Brasilia tam sua sponte quam accedente cultura provenientium.* Stuttgart, iv + 390 p.

MAYHOUB H., 1976 - *Recherches sur la végétation marine de la côte syrienne. Etude expérimentale sur la morphogenèse et le développement de quelques espèces peu connues.* Thèse Doctorat d'Etat, Caen, 286 p.

NIZAMUDDIN M. & GODEH M., 1989 - *Stypopodium tubruqense* (Phaeophyta, Dictyotales), a new species from the Mediterranean Sea. *Willdenowia* 18: 603-608.

NORTON T.A., 1976 - Why is *Sargassum muticum* so invasive? *Brit.Phycol. J.* 11: 197.

O'BRIEN E.T., WHITE S., JACOBS R.S., BODER G.B. & WILSON L., 1984 - Pharmacological properties of a marine natural product, stypoldione, obtained from the brown alga *Stypopodium zonale. Hydrobiologia* 116/117: 141-145.

PAPENFUSS G.F., 1940 - Notes on South African marine algae. I. *Bot. Notiser* 1940: 200-226.

PAPENFUSS G.F., 1968 - A history, catalogue, and bibliography of Red Sea benthic algae. *Israel J. Bot.* 17: 1-118.

PAPENFUSS G.F., 1977 - Review of the genera of Dictyotales (Phaeophycophyta). *Bull. Jap. Soc. Phycol.,* 25, Suppl. (Mem Iss. Yamada): 271-287.

RAYSS T., 1941 - Sur les Caulerpes de la côte palestinienne. *Palestine J. Bot.* 2: 103-124.

RAYSS T., 1963 - Sur la présence dans la Méditerranée orientale des algues tropicales de la famille des Solieracées. *Act. Bot. Hort. Bucarest* 1961-1962: 91-106.

TAYLOR W.R., 1960 - *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas.* Ann Arbor, Univ. Michigan Press, ix + 870 p.

TAYLOR W.R., 1971 - Notes on algae from the tropical Atlantic Ocean. VI. *Brit. Phycol. J.* 6: 145-156.

WEBER-van BOSSE A., 1913 - Liste des algues du Siboga. I. Myxophyceae, Chlorophyceae, Phaeophyceae. *Siboga Exped. Monogr.* 59a: 1-186.

TABULATION ET ULTRASTRUCTURE DE LA THÈQUE ET DES TRICHOCYSTES DE *GAMBIERDISCUS TOXICUS* (DINOPHYCÉES, PERIDINIALES) EN CULTURE

M. DURAND-CLÉMENT* et A. COUTÉ**

*INSERM U 303 "Mer et Santé", B.P. 3, 06230 Villefranche/Mer, France.
** Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12 rue Buffon, 75005 Paris, France.

RÉSUMÉ - *Gambierdiscus toxicus* Adachi et Fukuyo est un dinoflagellé marin dont la diagnose a été établie en 1979. Les auteurs précisent la tabulation de la thèque de cette algue et discutent de sa position taxinomique à l'aide d'observations au M.E.B. Ils étudient également l'ultrastructure des plaques thécales et celle des trichocystes au M.E.T.

ABSTRACT - *Gambierdiscus toxicus* Adachi et Fukuyo is a marine dinoflagellate which has been described in 1979. The authors specify the tabulation of the theca by mean of S.E.M. and discuss the taxonomical position of this alga. Moreover they study with T.E.M. the ultrastructure of the thecal plates and trichocysts.

MOTS CLÉS : *Gambierdiscus toxicus*, Dinophyceae, tabulation, ultrastructure, thèque, trichocystes.

INTRODUCTION

La ciguatera est une affection décrite à l'heure actuelle dans différentes régions comme les Antilles (Morris *et al.*, 1982; Engleberg *et al.*, 1983; Tindall *et al.*, 1984), l'Australie (Lewis & Endean, 1983), la Floride (Bergmann, 1982), Hawaï (Taylor, 1979), l'Inde et Ceylan (Halstead, 1959), le Japon (Nakajima *et al.*, 1981) et la Polynésie française (Bagnis, 1971). A l'impact sanitaire de la ciguatera, vient s'ajouter une perturbation économique. Elle engendre, en effet, une gêne pour les pêcheries locales ainsi que pour l'implantation et le développement des projets d'aquaculture.

L'agent principal responsable de cette intoxication humaine d'origine alimentaire est *Gambierdiscus toxicus* Adachi et Fukuyo. Cette Dinophycée marine, à comportement essentiellement benthique, produit, en effet, les deux groupes de toxines impliquées dans le phénomène, à savoir maïtotoxines et ciguatoxines. Le complexe toxinique se trouve bioaccumulé tout au long de la chaîne alimentaire marine, depuis les poissons herbivores qui broutent la

microflore des gazons coralliens, jusqu'aux carnassiers ichtyophages. La consommation de ces derniers provoque, chez l'homme, une juxtaposition de troubles gastro-intestinaux et neurologiques.

La connaissance détaillée de *G. toxicus* apparaît donc comme le point de départ de toute recherche relative aux composantes épidémiologiques et écologiques de ce phénomène.

G. toxicus semble avoir été observé pour la première fois par Silva (1956) dans des échantillons recueillis au Sénégal (Afrique de l'Ouest) et décrit sous le nom de *Goniodoma* sp. Cette microalgue a été retrouvée aux îles Gambier (Polynésie française) par une équipe franco-japonaise (Bagnis *et al.* 1977) travaillant sur l'épidémiologie de la ciguatera. Cette équipe l'a alors dénommée *Diplopsalis* sp. et a mentionné son intervention probable dans l'étiologie ciguatérique. En 1978, Taylor a isolé ce même organisme à Hawaï et l'a appelé GDT. L'appellation de *Gambierdiscus toxicus* et sa diagnose comme genre et espèce nouveaux ont été établies par Adachi & Fukuyo (1979) à partir d'échantillons provenant des îles Gambier.

Bagnis *et al.* (1980) ont mis en évidence la production, par des cultures unialgales de cette Dinophycée, de toxines analogues à celles impliquées dans les empoisonnements ciguatériques.

Depuis, la distribution géographique de cette nouvelle espèce a été précisée et élargie par les travaux de nombreux auteurs, entre autres: Yasumoto *et al.*, 1980 (îles de la Société); Bergmann & Alam, 1981 (Floride); Fukuyo, 1981 (îles de la Société, Nouvelle Calédonie et îles Ryukyu - Japon -); Besada *et al.*, 1982 (St. Barthélémy - Antilles françaises -; Iles Leeward - Petites Antilles - et Florida Keys); Carlson *et al.*, 1984 (îles Vierges); Tindall *et al.*, 1984 (îles Vierges); Ballantine *et al.*, 1985 (Porto Rico); Gillespie *et al.*, 1985 (Queensland - Australie -); Taylor, 1985 (Caraïbes orientales); Mcmillan *et al.*, 1986 (Saint Thomas - îles Vierges -); Saint-Martin *et al.*, 1988 (Saint Barthélémy - Antilles françaises -); Babinchak *in* Bomber *et al.*, 1990 (Martinique - Antilles françaises -); Bomber *et al.*, 1990 (Florida Keys et Bahamas); Brand *in* Bomber *et al.*, 1990 (Bermudes); Holmes *et al.*, 1990 (Hastings Reef - Australie -).

La plupart des études réalisées jusqu'à présent sur *Gambierdiscus toxicus* ont essentiellement porté sur son rôle dans la genèse de la ciguatera, sur sa production de toxines ciguatériques (maïtotoxine (s), ciguatoxine (s)) en milieu contrôlé et sur les facteurs intervenant dans sa prolifération. D'autres auteurs se sont aussi intéressés à la nature des pigments photosynthétiques de cet organisme (Durand & Berkaloff, 1985; Indelicato & Watson, 1986; Bomber *et al.*, 1990; Miller *et al.*, 1990). Par contre, la morphologie de la thèque des cellules n'a été l'objet que d'un nombre assez restreint de travaux faisant appel aux microscopes photonique et électronique à balayage (Adachi & Fukuyo, 1979; Taylor, 1979; Fukuyo, 1981; Loeblich III & Indelicato, 1986). Quelques autres documents iconographiques ont été publiés seulement pour illustrer l'organisme objet de l'étude (Bagnis *et al.*, 1979a; Yasumoto *et al.*, 1980. Bergmann,

1982; Besada *et al.*, 1982; Shimizu *et al.*, 1982; Gillespie *et al.*, 1985; Durand-Clément, 1987).

Enfin, les renseignements sur la cytologie ultrastructurale de cette Dinophycée sont à l'heure actuelle peu nombreux (Besada *et al.*, 1982; Durand, 1984; Durand & Berkaloff, 1985; Durand-Clément & Puiseux-Dao, 1985; Durand *et al.*, 1986).

Le but du présent travail a été de préciser, à l'aide des microscopes électroniques à balayage et à transmission, les caractéristiques morphologiques et cytologiques de la thèque et des trichocystes de *G. toxicus* à partir de matériel maintenu en culture.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La souche de *Gambierdiscus toxicus* qui a servi à cette étude a été fournie par le docteur R. Bagnis de l'Institut Malardé à Tahiti. Elle provient d'échantillons prélevés aux îles Gambier (1977).

Elle a été cultivée initialement en milieu MPP mis au point par Provasoli & Pintner (Provasoli, 1958) et selon le protocole décrit par Hurtel *et al.* (1979). De l'eau de mer provenant de Banyuls/mer, vieillie puis filtrée, a été autoclavée et additionnée de 1,5% de la solution-mère de microéléments (solution ES du MPP) et de 1,5% de la solution-mère de vitamines. Avant la filtration, effectuée sur filtres stériles de 0,2µm de vide de maille, du TRIS a été ajouté à raison de 1,5 g/l et le pH a été ajusté à 8,2 par adjonction de HCl concentré.

D'autres milieux ont également été testés tels le milieu synthétique de Shepard (1969). La flore bactérienne a été réduite par dilution progressive sur milieu stérile et par l'utilisation d'antibiotiques comme le chloramphénicol (5mg/l) ou la rifampicine (1mg/l). Des clonages ont été réalisés en isolant les cellules sous le microscope à l'aide d'une micropipette stérile.

Les souches ont été entretenues par repiquage tous les 20 jours environ dans des erlenmeyers stériles de 250 à 500ml. Les cultures en masse, pour leur part, ont été effectuées en fioles Fernbach de 1000ml. La température de l'enceinte thermostatée a été fixée à 26°C ± 1°C. L'éclairement fourni par des tubes fluorescents WTL 65 Philips blanc industrie et Mazda Fluor 65W lumière du jour, était de 10W.m-2 et la photopériode fixée à 10h/14h.

Les observations en microscopie photonique et les photomicrographies ont été réalisées à l'aide d'un microscope Zeiss Standard WL équipé d'un système de contraste interférentiel de Nomarski et d'un appareil photographique automatique Reichert.

La décharge des trichocystes de *G. toxicus* a été provoquée par addition d'une goutte de dibucaïne (2g/l) dans la suspension algale.

Pour la microscopie électronique à transmission (= M.E.T.), les cellules ont été fixées pendant 1h30 à l'aide d'une solution de glutaraldéhyde à 3%

dans du tampon phosphate 0,2 M. Après déshydratation à l'aide de solutions aqueuses de concentration croissante en éthanol, elles ont été incluses dans l'araldite. Les coupes ont ensuite été contrastées par l'acétate d'uranyl en solution alcoolique et le citrate de plomb. Les observations ont été faites sur le microscope JEOL 100C du laboratoire de Biologie Cellulaire Végétale de l'Université Paris VII.

Pour la coloration négative des trichocystes déchargés et leur observation au M.E.T., du phosphotungstate de sodium (solution à 1% d'acide phosphotungstique) a été utilisé.

La fixation des cellules pour la microscopie électronique à balayage (= M.E.B.) a consisté à soumettre au préalable à des vapeurs de tétroxyde d'osmium pendant 10 minutes la suspension puis à ajouter à cette dernière une solution de ce même produit (concentration finale: 1% en tétroxyde d'osmium). Cette deuxième étape de la fixation a duré une heure. Après centrifugation (environ 1000G), le culot cellulaire a été rincé à l'eau distillée et les cellules déshydratées à l'acétone ont été traitées par la technique du point critique avec du dioxyde de carbone liquide. Montés sur le porte objet à l'aide d'adhésif double face et métallisés à l'or, les échantillons ont été observés sur le microscope Cambridge 600 du laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

RÉSULTATS

Les cellules ont un contour lenticulaire avec un axe antéropostérieur (reliant le sommet de l'épithèque à celui de l'hypothèque) atteignant environ 40µm (fig. 8). La vue apicale de l'épithèque ou de l'hypothèque est ellipsoïdale (fig. 5 et 6) avec un grand diamètre de 70µm et un petit de 50-55µm. Dans les cultures sont parfois apparus des individus plus petits (37µm x 28µm) (fig. 1) cohabitant avec les autres. Cette différence de taille a déjà été observée par l'un de nous (Durand-Clément) dans des échantillons sauvages à St-Barthélémy (1986).

Bien que considéré comme benthique, *G. toxicus* peut se déplacer assez rapidement dans le milieu de culture ou tourner sur lui-même grâce à l'action conjuguée de ses flagelles (fig. 2).

La thèque est constituée de deux parties à peu près équivalentes en hauteur, séparées par le sillon cingulaire; celui-ci est très mince (fig. 3, 8, 11 et 12) et en position équatoriale. Le sillon sulcal, par contre, visible seulement en vue de face (fig. 7, 8, 11 et 12) est court (7-8µm) et sa largeur peut atteindre 8 à 9µm.

L'épithèque comporte onze plaques dont sept prééquatoriales ou précingulaires (1" à 7"), trois apicales (1' à 3') et une plaque porale (P) en forme de larme, avec un anneau de pores périphérique, une fente en virgule ou point d'interrogation et deux séries de pores parallèles à son grand axe (fig. 9 et 10). Parmi les plaques apicales, la 2' est toujours surdimensionnée par rapport aux deux autres (fig. 5 et 13). Par ailleurs, les plaques prééquatoriales 1"

et 7" sont très difficiles à détecter compte tenu de leur taille réduite et de leur localisation à la jonction entre sulcus et cingulum (fig. 7, 8, 11 et 12). Enfin, fréquemment, la plaque 4" apparaît nettement dédoublée (fig. 4, 13 et 14).

L'hypothèque est constituée de 7 plaques, à savoir cinq postéquatoriales ou postcingulaires (1''' à 5'''), une antapicale (1'''') et une intercalaire postérieure (p 1) (fig. 6 et 11).

Pour le cingulum, il est difficile d'observer et de dénombrer ses plaques sur des individus entiers, en raison de sa minceur. Les thèques déboitées (fig. 3) permettent parfois de constater l'existence de six plaques cingulaires (1c à 6c). Quant aux 8 plaques sulcales (S.a.d.: sulcale antérieure droite; S.a.s.: sulcale antérieure gauche ou sénestre; S.s.: sulcale gauche ou sénestre; S.d.: sulcale droite; t.: plaque sulcale de transition; S.m.a.: sulcale médiane antérieure; S.m.p.: sulcale médiane postérieure; S.p.: sulcale postérieure), seule la plaque S.p. est facilement observable (fig. 6 et 11) en raison de sa taille relativement importante et de sa position extérieure à la concavité très marquée du sulcus proprement dit.

Enfin, pour en terminer avec l'organisation thécale, il faut signaler que dans les cultures réalisées en milieu MPP, lorsque les vitesses de division diminuent, on peut observer l'apparition de cellules atypiques, à thèque bosselée (fig. 15 et 16) ne rappelant plus que de loin *G. toxicus*. Dans le milieu de Shepard ou dans les autres milieux synthétiques testés, de telles formes apparaissent aussi après trois ou quatre générations. Par ailleurs, lorsque l'intensité lumineuse augmente au-delà de sa valeur optimale pour la croissance des cultures ou lorsque la phase claire de la photopériode est allongée, le nombre de cellules déformées s'accroît considérablement.

En microscopie électronique à transmission (=M.E.T.), sur des sections transversales, l'organisation de l'enveloppe de *G. toxicus* apparaît complexe et constituée de plusieurs couches. De l'extérieur vers l'intérieur du corps cellulaire, on peut noter (fig. 24):

- la membrane externe, fine (épaisseur environ 5nm) et dense aux électrons;

- la membrane externe de la vésicule thécale, analogue en tous points à la précédente et séparée d'elle par un espace clair d'une vingtaine de nanomètres d'épaisseur;

- la plaque thécale, épaisse de 2 à 3 μm, peu dense aux électrons et présentant une très fine stratification tangentielle au contour cellulaire. Les sutures entre les plaques sont bien visibles sur certaines coupes, en particulier celles passant par la zone du sulcus (fig. 26);

- la membrane interne de la vésicule thécale, identique à la membrane externe;

- la membrane cytoplasmique.

Ces deux dernières membranes sont souvent difficiles à distinguer l'une de l'autre étant, la plupart du temps, plaquées intimement au cytoplasme.

Sur les images fournies par le M.E.B. (fig. 5 à 14 et fig. 18), les deux membranes externes ont disparu.

Etroitement associés aux enveloppes cellulaires, les trichocystes ont pu être mis en évidence, en microscopie photonique, déchargés par action de la dibucaïne. On constate, en microscopie photonique à contraste de phase (fig. 17) qu'ils apparaissent sous forme de filaments associés parfois à un granule plus réfringent. Leur longueur peut atteindre 30µm. Au M.E.B. (fig. 18), on les retrouve adhérant aux enveloppes cellulaires. Au M.E.T., en coupe transversale, ils ont toujours une forme de carré ou de losange (fig. 22 et 23). Lorsqu'ils sont nombreux dans la même vésicule (fig. 22), le côté du carré ou du losange varie de 0,10 à 0,20µm; lorsque chacun est disposé dans une vésicule propre (fig. 23), cette dimension varie de 0,25 à 0,45µm. Leur contenu, dense aux électrons, semble assez homogène. En coupe longitudinale, les trichocystes réunis dans une même vésicule (fig. 21) se présentent sous forme de structures allongées montrant une striation transversale bien marquée et régulière (50 stries pour un micromètre). Par contre, les trichocystes isolés dans une vésicule propre (fig. 23) ne montrent pas cette caractéristique. Sur les trichocystes déchargés (fig. 20), les coupes longitudinales font ressortir une striation particulière avec, pour une longueur de un micromètre, sept stries épaisses et, dans les espaces les séparant, toujours trois stries fines, soit, en tout, 25 à 26 stries. De plus, on peut constater aussi que les trichocystes sont déchargés par le biais des perforations des plaques thécales (fig. 20). Enfin, sur les colorations négatives, (fig. 19) on retrouve, sur les trichocystes déchargés, une striation transversale avec 51-52 stries pour un micromètre, toutes les stries ayant la même importance. On peut noter aussi que, dans leur région terminale, les trichocystes diminuent progressivement de diamètre celui-ci atteignant environ 30nm alors qu'à leur base (fig. 20) il est de l'ordre de 350 à 450nm.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'organisation de la thèque de *G. toxicus* a donné lieu à un certain nombre d'interprétations qui sont regroupées dans le tableau suivant:

Adachi & Fukuyo (1979)	P	3' 7" 6c 8s	6''' 1p (=p_1)	1''''
Taylor (1979)	P	3' 7" 6c 4s	7''' -	3''''
Besada *et al.* (1982)	P	4' 6" 6c 8s	5''' -	2''''
Steidinger (1983)	P Cp (?)	4' 6" 6c 8s	6''' -	2''''
Balech *in* Soumia (1986)	P	3' 6" 6c 9s	6''' 1p (=p_1)	2''''
interprétation proposée	P	3' 7" 6c 8s(?)	5''' 1p (=p_1)	1''''

Les particularités à l'origine de ces variantes de la tabulation de l'épithèque et de l'hypothèque concernent essentiellement des plaques de petite dimension souvent difficilement détectables, à savoir, pour l'épithèque, les plaques 1" et 7" et, pour l'hypothèque, les plaques 1'''', p_1 et Sp. Au modèle fourni par Adachi & Fukuyo (1979) qui ont donné la diagnose latine du genre, se rallient divers auteurs comme Bagnis *et al.* (1979b), Yasumoto *et al.* (1980),

Bergmann & Alam (1981), Fukuyo (1981), Bergmann (1982) et Sournia (1986).

Toutefois, plusieurs remarques peuvent être faites à ce propos. En premier lieu, dans la description donnée par les auteurs du genre (Adachi & Fukuyo, 1979), il est regrettable que les plaques ne soient pas numérotées sur les vues épithécale, hypothécale et ventrale. Par ailleurs, entre le texte introductif de leur travail et la diagnose qui suit, il y a une confusion entre les plaques 2", 4" et 2', 4'. De plus, si on se réfère à la diagnose, on ne comprend pas comment les plaques 1" et 7" pourraient être en contact avec une plaque 4' qui, selon la formule de la tabulation, n'existe pas. Enfin l'existence de la plaque 1''' nous apparaît assez contestable. En effet, sa longueur qu'on ne peut mesurer sur la figure 4 (p. 69) fournie par les auteurs ci-dessus, en raison de l'absence d'échelle, ne peut, selon notre estimation, raisonnablement pas excéder 1µm. Il nous semble donc très aléatoire de pouvoir distinguer un tel élément au microscope photonique, la difficulté étant encore renforcée par la concavité très marquée de la région où il se situe. La photomicrographie au M.E.B. de Adachi & Fukuyo (fig. 7, p. 70) n'apporte aucune précision à ce sujet.

Dans leur schéma B (p. 640), Bagnis *et al.*, (1979b) inversent les positions des plaques 1p (=p1) et Sp ce qui est contradictoire avec leur schéma D qui est une reprise de celui de Adachi & Fukuyo.

Pour sa part, Bergmann (1982) présente une vue d'épithèque et une vue détaillée de la plaque porale (fig. 2 et 3, p. 210) observées depuis l'intérieur de la thèque de sorte que la numérotation se trouve inversée. Cette manière de procéder augmente encore la confusion qui n'est pas levée par la photomicrographie au M.E.B. de Bergmann et Alam (fig. 1, p. 497, 1981) qui ne montre que la face sulcale de la cellule, sans numérotation de plaques. Les faces sulcale et épithécale présentées au M.E.B. par Fukuyo (1981) de *G. toxicus*, de même que ses dessins 58 et 59 (p. 978) n'ont pas non plus de numérotation des plaques.

L'interprétation de la tabulation avancée par Taylor (1979) soulève aussi un certain nombre de difficultés. En effet, alors que cet auteur reconnaît l'existence de la plaque 1''', il considère que les plaques sulcales antérieures droite (S.a.d.) et gauche (S.a.s.) et la sulcale médiane antérieure (S.m.a.) n'en font qu'une. La différence de taille entre les sulcales antérieures et la plaque 1''' rend cette hypothèse difficile à admettre. De plus, Taylor assimile la plaque sulcale droite (S.d.) à la 7''' (numérotée Sd sur son schéma 4, p. 75). La formule de tabulation qu'il propose n'est donc pas correcte (4s 7'''). En effet, ou bien le sulcus comporte quatre plaques (numérotées selon Taylor: Sa, T, Ss et Sd) et il n'y a alors que six plaques postcingulaires (6'''), ou bien le sulcus n'est constitué que de trois sulcales (Sa, t, Ss) et l'hypothèque montre sept postcingulaires (7'''). Taylor, enfin, considère les plaques Sp et p1 comme des plaques antapicales, p1 étant la plaque 1'''' et Sp la plaque 3'''', de sorte que la plaque définie par Adachi & Fukuyo comme la seule antapicale 1'''' devient, ici, la 2''''. Ceci est contradictoire avec la définition des antapicales qui ne doivent pas être en contact avec le sulcus ni le cingulum. De plus, les numérotations sur modèles sphériques proposées par Taylor ne font que rendre

encore plus difficile la compréhension de la morphologie. Les figures obtenues au M.E.B. par cet auteur, à l'exception de la plaque porale remarquablement illustrée, n'apportent pas de renseignements convaincants, en particulier à propos de la région sulcale.

Besada *et al.*, (1982), suivis par Loeblich III et Indelicato (1986), se basant en partie sur l'ornementation de la marge des plaques et d'autre part, sur la ligne de séparation dans l'épithèque au moment de la division, introduisent encore des nouveautés dans la façon de concevoir la tabulation de *G. toxicus.* Ainsi, la petite plaque 1" de Adachi et Fukuyo devient l'apicale 1' avec, pour conséquence, la formule de l'épithèque: 4' 6". Or, par définition (Sournia, 1986), les plaques apicales bordent l'apex ou le pore apical. L'hypothèse de ces auteurs ne peut donc être retenue. Par ailleurs, ils ne reconnaissent pas l'existence de la minuscule plaque postcingulaire 1''' et n'admettent ainsi que cinq post-cingulaires. Pour eux, comme pour Taylor, la plaque postérieure intermédiaire (p1) est l'antapicale 1''''; pour la raison invoquée ci-dessus, ceci ne peut être retenu. Les figures obtenues en microscopie photonique par Loeblich III & Indelicato (1986) (9-10 p. 41) sur des thèques de *G. toxicus* traitées par un mélange d'hydrate de chloral, d'acide iodhydrique et d'iode, mettent bien en évidence les différentes plaques sulcales et confirment notre point de vue quant à l'absence de la plaque microscopique définie comme 1''' par Adachi & Fukuyo. Toutefois, la numérotation des sulcales, ici, diffère encore des solutions proposées jusque-là.

La tabulation envisagée par Steidinger (1983) ne s'appuie, elle non plus, sur aucun document iconographique. Elle se rapproche beaucoup de celle de Besada *et al.* (1982) mais en diffère par la présence d'une plaque Cp (?) énigmatique et d'une postcingulaire supplémentaire (6''').

Il est également regrettable que le point de vue de Balech rapporté par Sournia (1986) ne soit pas explicité par des illustrations. Celles-ci permettraient de juger de l'importance de la neuvième sulcale et de la deuxième antapicale reconnues par cet auteur et de les localiser.

Toutes ces imprécisions et les différentes formules suggérées contribuent à rendre particulièrement confuse la connaissance de ce genre; le dédoublement de certaines plaques, comme celui de la 4" démontré ici (fig. 13 et 14), ne fait que compliquer encore la situation.

En nous référant aux définitions des plaques rappelées récemment par Sournia (1986), en considérant l'existence de la petite plaque 1''' comme très incertaine, et en nous appuyant sur les nombreux documents présentés ici, la formule de *G. toxicus* peut se définir comme suit: P 3' 7" 6c 8s(?) 5''' p_1 1''''. N'ayant pu observer avec suffisamment de précision les plaques sulcales, nous portons le nombre de 8s accompagné d'un point d'interrogation.

La position taxinomique de *G. toxicus,* comme le laissent présumer les diverses conceptions décrites précédemment, a subi des modifications successives. Rangée, à l'origine, dans la famille des Heteraulacaceae Loeblich Jr. et Drugg par Adachi et Fukuyo (1979), cette Dinophycée a ensuite été classée par Besada *et al.* (1982) avec les genres *Ostreopsis* J. Schmidt et *Coolia*

Meunier dans la famille des Ostreopsidaceae. Enfin, Sournia (1986), à la suite de la mise en synonymie du genre *Heteraulacus* Diesing avec le genre *Goniodoma* Stein, la réunit à la famille des Goniodomataceae Lindemann 1928. La comparaison des caractères généraux des Ostreopsidaceae et des Goniodomataceae présentée par Sournia (1986) ne fait apparaître que des différences très faibles. Ce dernier auteur (1986, p. 74) insiste d'ailleurs sur les affinités de *Gambierdiscus* avec les Ostreopsidaceae. La taille des individus, leur forme générale, la position et l'ouverture de leur cingulum, l'aspect de leur sulcus et leur habitat essentiellement benthique sont, en effet, tout à fait similaires. Dans les deux cas, la tabulation de l'épithèque est identique (= P 3' 7"). Pour le cingulum et le sulcus, on ne note pas de différence particulière entre les deux familles et il ressort la même difficulté à distinguer les plaques de ces deux régions de la thèque. Le seul argument permettant actuellement de séparer les deux familles porte sur la formule de l'hypothèque: pour les Ostreopsidaceae: 5''' 1-2''''et, pour les Goniodomataceae, 6''' 1p 1''''. Tout repose ainsi sur l'existence de la petite plaque 1''' discutée plus haut et sur l'interprétation de la plaque p1. Il nous semble donc raisonnable, en attendant d'autres informations, de fusionner ces deux familles en une seule qui porterait le nom de Goniodomataceae, le genre *Goniodoma* ayant été décrit en 1883 alors qu'*Ostreopsis* ne l'a été qu'en 1901 et que les deux familles ont été créées la même année en 1928.

L'enveloppe générale des dinoflagellés a été qualifiée d'"amphiesma" par Loeblich III (1969) ou encore de "cell covering" et explicitée par Morill et Loeblich III (1981). Ces termes ont été repris par divers auteurs, entre autres, récemment, par Horiguchi et Pienaar (1988) à propos de *Scrippsiella arenicola* Horiguchi et Pienaar ou encore par Spero (1987) pour la phase mobile du symbionte d'*Orbulina universa* d'Orbigny. Si les divers auteurs sont généralement en accord pour nommer l'enveloppe externe "outer membrane", la suivante reçoit des dénominations variées telles que "couche de vésicules aplaties" (Dodge, 1971), "middle membrane" pour Gao *et al.* (1989) chez *Scrippsiella* sp., "outer plate membrane" pour Horiguchi et Pienaar (1988) ou encore "outer vesicle membrane" pour Spero (1987). La structure stratifiée que nous montrons comme caractéristique des plaques de *G. toxicus* a déjà été mise en évidence, en particulier dans la paroi du kyste mûr de *Gonyaulax tamarensis* Lebour par Fritz *et al.* (1989). Il pourrait donc s'agir d'un faciès typique d'éléments destinés à résister à de mauvaises conditions. Toutefois, on a retrouvé une semblable stratification chez un dinoflagellé dépourvu de thèque, *Cystodinium bataviense* Klebs (Timpano & Pfiester, 1985).

L'enveloppe suivante est qualifiée de "pellicle" par Morill & Loeblich III (1981) ou encore par Horiguchi & Pienaar (1988), de "inner vesicle membrane" par Spero (1987) et de "inner membrane" par Gao *et al.* (1989).

Enfin, la dernière enveloppe est considérée par la plupart des auteurs comme la membrane plasmique ou membrane cellulaire. Cependant, certains comme Loeblich III & Morill (1979) ou Taylor (1980), l'interprètent comme dédoublée, la partie la plus externe étant la membrane cellulaire, la seconde étant probablement un repli du réticulum endoplasmique. Il serait donc souhai-

table qu'une nomenclature unique soit retenue pour définir ces différentes enveloppes.

En ce qui concerne les trichocystes que nous signalons à section transversale quadrangulaire ou losangique et, comme il apparaît sur les coupes longitudinales, parfois striés transversalement, il s'agit d'acontobolocystes si on se réfère aux définitions fournies par Hovasse & Mignot (1975). En effet, selon ces auteurs, il existe trois catégories de trichocystes lanceurs, à savoir les taeniobolocystes ou lanceurs de rubans, les discobolocystes ou lanceurs de disques et enfin, les acontobolocystes ou lanceurs de traits, appelés aussi trichocystes en fuseau (= Spindeltrichocysten) par Kruger (1930). La figure 17 présentée ici montre clairement que les trichocystes de *G. toxicus* déchargés ont bien une allure filamenteuse. Les granules qui les accompagnent et qui pourraient être interprétés comme des disques ne sont, en fait, pas liés aux filaments; ce sont des gouttelettes dont la nature n'a pu être déterminée. De plus, la figure 19 met bien en évidence l'extrémité effilée des trichocystes; ce sont donc bien des traits qui sont déchargés.

Nous présentons des trichocystes en coupes transversales, isolés dans des sacs trichocystaires indépendants, nommés aussi capsules par certains auteurs. Des points de vue morphologique et dimensionnel, ils correspondent bien à ceux décrits par Dragesco & Hollande (1965) ou par Bouck & Sweeney (1966) et présentés par Cachon *et al.* (1975) chez *Oxyrrhis marina* Dujard et chez *Kofoidinium splendens* Cachon et Cachon, par Hovassse & Mignot (1975) chez *Drepanomonas dentata* Fresenius, par Timpano & Pfiester (1985) chez *Cystodinium bataviense* Klebs, par Lewis & Burton (1988) chez *Gonyaulax polyedra* Stein ou encore par Gao *et al.* (1989) chez *Scrippsiella* sp. Balech et Loeblich. Toutefois, nous n'avons pas retrouvé de structure paracristalline comparable à celle qui est bien schématisée par la figure 4a de Hovasse & Mignot (1975) et bien mise en évidence par les coupes pratiquées par Cachon *et al.* (1975) chez *Peridinium depressum* Bailey où les images ne sont plus quadrangulaires mais hexagonales, ou encore chez *Oxyrrhis marina* où les sections transversales peuvent être subcirculaires. Cette absence de structure paracristalline s'observe aussi chez *Gonyaulax polyedra* (Lewis & Burton, 1988) ainsi que chez *Scrippsiella* sp. (Gao *et al.*, 1989). Cet aspect homogène des trichocystes pourrait être dû à l'état de maturité atteint par ces organites comme on pourrait le déduire d'après les observations de Cachon *et al.* (1975).

En coupe longitudinale, les trichocystes isolés dans une capsule propre apparaissent, comme chez *G. toxicus*, avec un contenu homogène dense aux électrons, chez *Cystodinium bataviense* (Timpano & Pfiester, 1985) ou encore chez *Gonyaulax polyedra* Stein (Lewis & Burton, 1988) ou encore chez *Scripsiella* sp. (Gao *et al.*, 1989). Mais lorsqu'ils sont nombreux dans un même sac trichocystaire, leur aspect est strié en vue longitudinale et leur côté atteint, dans ce cas, les dimensions les plus faibles. Le fait que plusieurs d'entre eux soient regroupés dans la même enveloppe a déjà été illustré par De Billy & Soyer (1980) à propos de *Prorocentrum micans* Ehrbg. La dimension plus faible du diamètre est interprétée par Hovasse & Mignot (1975) comme une

preuve de la détente du trichocyste corrélative d'une augmentation de la longueur. Les vésicules semblant contenir plusieurs trichocystes, soit en vue transversale, soit en vue longitudinale, pourraient donc ne représenter que les prémices d'une décharge et ne renfermeraient en réalité qu'un seul organite en cours d'extension. L'apparition de la striation en coupe longitudinale, déjà montrée par Jakus (1945) et présentée récemment chez *Prorocentrum micans* par Livolant (1982), visible ici seulement dans les vésicules contenant apparemment plusieurs trichocystes correspondrait d'ailleurs bien à ce que Hovasse et Mignot (1975) ont montré à propos de la détente d'acontobolocystes de type *Paramecium* Hill (fig. 2 a, b, c). Ces auteurs signalent, en effet, que "la détente, transforme le propulseur en un cylindre moins large mais 7 à 8 fois plus long..." Ils montrent, en même temps, que lorsque la décharge commence, la striation apparaît. La différence du nombre de stries transversales entre la zone apicale d'un trichocyste déchargé (fig. 19) ou ayant entamé le processus de détente (fig. 21) et la zone basale d'un de ces mêmes organites (25 à 26 par micromètre dont 7 plus épaisses) pourrait correspondre à un état de décharge différent; dans le dernier cas (fig. 20) ce processus ne serait pas achevé et les stries épaisses pourraient chacune représenter l'équivalent de quatre stries fines.

Il serait particulièrement intéressant d'étudier en détail chez *G. toxicus* en culture ce mécanisme en appliquant, par exemple, la technique au ferrocyanure de potassium, préconisée par Bannister (1972) pour bloquer à volonté la détente des trichocystes chez *Paramecium caudatum* Ehrbg. et de le comparer avec celui d'autres genres de Dinophycées.

OUVRAGES CITÉS

ADACHI R. et FUKUYO Y., 1979 - The thecal structure of the marine toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* gen. et sp. nov. collected in a ciguatera-endemic area. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* 45(1): 67-71.

BAGNIS R., 1971 - Activité humaine en milieu corallien et ciguatera. *Med. Trop.* 31(3): 285-292.

BAGNIS R., CHANTEAU S., CHUNGUE E., HURTEL J.M., YASUMOTO T. et INOUE A., 1980 - Origins of ciguatera fish poisoning: a new dinoflagellate, *Gambierdiscus toxicus* Adachi and Fukuyo, definitively involved as a causal agent. *Toxicon* 18: 199-208.

BAGNIS R., CHANTEAU S. et YASUMOTO T., 1977 - Un agent étiologique vraisemblable de la ciguatera. *C.R. Acad. Sc. Paris, 285, série D: 105-107.*

BAGNIS R., HURTEL J.M., CHANTEAU S. CHUNGUE E., INOUE A. et YASUMOTO T., 1979a - Le dinoflagellé *Gambierdiscus toxicus* Adachi and Fukuyo: agent causal probable de la ciguatera. *C.R. Acad. Sc. Paris,* 289, série D: 671-674.

BAGNIS R., HURTEL J.M., FUKUYO Y., INOUE A. et YASUMOTO T., 1979b - Quelques aspects morphologiques et biologiques du Dinoflagellé responsable probable de la ciguatera. *C.R. Acad. Sc. Paris,* 289, série D: 639-642.

BALLANTINE D.L., BARDALES A.T., TOSTESON T.R. et DUPONT-DURST H., 1985 - Seasonal abundance of *Gambierdiscus toxicus* and *Ostreopsis* sp. in coastal waters of southwest Puerto Rico. *In:* Proceedings of the Fifth Int. Coral Reef Congress, Tahiti, GABRIE C. and SALVAT B. Eds. Antenne Muséum EPHE, 4: 417-422.

BANNISTER L.H., 1972 - The structure of trichocysts in *Paramecium caudatum*. *J. Cell. Sc.* 11: 899-929.

BERGMANN J.S., 1982 - *Gambierdiscus toxicus* and ciguatera in Southeastern Florida. 5th Intern. IUPAC Symposium on Mycotoxins & Phycotoxins, Autriche (Vienna, 1-3 september) CZEDIK-EYSENBERG Eds.: 208-277.

BERGMANN J.S. et ALAM M., 1981 - On the toxicity of the ciguatera producing dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* isolated from the Florida Keys. *J. Env. Heath* A16(5): 493-500.

BESADA E.G., LOEBLICH L.A. et LOEBLICH A.R. III., 1982 - Observations on tropical, benthic dinoflagellates from ciguatera endemic areas: *Coolia, Gambierdiscus* and *Ostreopsis*. *Bull. Mar. Sci.* 32(3): 723-735.

BOMBER J.W., TINDALL D.R., VENABLE C.W. et MILLER D.M., 1990 - Pigment composition and low-light response of fourteen clones of *Gambierdiscus toxicus*. *In: Toxic Marine Phytoplankton.* Granéli E., Sundstrom B., Edler L., Anderson D.M. Eds. Elsevier-Science publishing Co., Inc., New York: 554 p.

BOUCK G.B. et SWEENEY B.M., 1966 - The fine structure and ontogeny of trichocysts in marine Dinoflagellate. *Protoplasma* 61: 205-223.

CACHON J., CACHON M. et GREUET C., 1975 - Les mucocystes de Péridiniens. Constitution, évolution des structures et comparaison avec celles des trichocystes. *Ann. Besse-en-Chandesse* n° 9: 177-199.

CARLSON R.D., MOREY-GAINES G., TINDALL D.R. et DICKEY R.W., 1984 - Ecology of toxic dinoflagellates from the caribbean sea: effects of macroalgal extracts on growth in cultures. *In: Seafood Toxins.* E. RAGELIS Ed., Am. Chem. Soc. Symp. Ser. 262. Wash., D.C.: 271-287.

DE BILLY J. et SOYER M.O., 1980 - Etude des effets toxiques et des adaptations cellulaires après l'action d'un défoliant, le 2-4-5 T, sur le Dinoflagellé marin *Prorocentrum micans* E. en culture. *Vie et Milieu* 30: 45-54.

DODGE J.D., 1971 - Fine structure of the Pyrrophyta. *Botanical Review* 37(4): 481-508.

DRAGESCO J. et HOLLANDE A., 1965 - Sur la présence de trichocystes fibreux chez les Péridiniens; leur homologie avec les trichocystes fusiformes des Ciliés. *C.R. Acad. Sc.* Paris, 260, groupe 12: 2073-2075.

DURAND M., 1984 - *Etude biologique, cytologique et toxicologique de Gambierdiscus toxicus en culture, dinoflagellé responsable de la ciguatera.* Thèse, Univ. Paris VII, 136 p.

DURAND M. et BERKALOFF C., 1985 - Pigment composition and chloroplast organization of *Gambierdiscus toxicus* Dinophyceae. *Phycologia* 24(2): 217-224.

DURAND M., SQUIBAN A., RIBIER J., BAGNIS R. et PUISEUX-DAO S., 1986 - Pseudonuclear vesicles in the toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus*. *Biol. Cell.* 56(2): 171-180.

DURAND-CLÉMENT M., 1987 - Study of production and toxicity of cultured *Gambierdiscus toxicus*. *Biol. Bull.* 172: 108-121.

DURAND-CLÉMENT M. et PUISEUX-DAO S., 1985 - Physiological and ultrastructural features of the toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* in culture. *In: Toxic Dinoflagellates.* ANDERSON D.M., WHITE A.M., BADEN D.G. Eds. Elsevier, New York: 61-68.

ENGLEBERG N.C., MORRIS J.G. Jr., LEWIS J., MCMILLAN J.P., POLLARD R.A. et BLAKE P.A., 1983 - Ciguatera fish poisoning: a major common-source outbreak in the U.S. Virgin Islands. *Ann. Intern. Med.* 98: 336-337.

FRITZ L., ANDERSON D.M. et TRIEMER R.E., 1989 - Ultrastructural aspects of sexual reproduction in the red tide dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *J. Phycol.* 25: 95-107.

FUKUYO Y., 1981 - Taxonomical study on benthic dinofagellates collected in coral reefs. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* 47(8): 967-978.

GAO X., DODGE J.D. et LEWIS J., 1989 - An ultrastructural study of planozygotes and encystment of ■ marine dinoflagellate, *Scrippsiella* sp. *Br. Phycol. J.* 24: 153-165.

GILLESPIE N., HOLMES M.J., BURKE J.B. et DOLEY J., 1985 - Distribution and periodicity of *Gambierdiscus toxicus* in Queensland, Australia. *In: Toxic Dinoflagellates* (Anderson, White, Baden Eds.) Elsevier Science Publishing Co.: 183-188.

HALSTEAD B.W., 1959 - *Dangerous Marine Animals.* Cornell Maritime Pr, Cambridge, Md, p. 117.

HOLMES M.J., LEWIS R.J. et GILLESPIE N.C., 1990 - Toxicity of australian and french polynesian strains of *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae) grown in culture: characterization of ■ new type of maitotoxin. *Toxicon* 28 (10): 1159-1172.

HORIGUCHI T. et PIENAAR R.N., 1988 - Ultrastructure of ■ new sand-dwelling dinoflagellate, *Scrippsiella arenicola* sp. nov. *J. Phycol.* 24: 426-438.

HOVASSE R. et MIGNOT J.P., 1975 - Trichocystes et organites analogues chez les protistes. *Am. Biol.* 14 (9-10): 397-422.

HURTEL J.M., CHANTEAU S., DROLLET J.H. et BAGNIS R., 1979 - Culture en milieu artificiel du dinoflagellé responsable de la ciguatera. *Rev. Int. Oceanogr. Méd.* 60: 29-33.

INDELICATO S.R. et WATSON D.A., 1986 - Identification of the photosynthetic pigments of the tropical benthic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus. Mar. Fish. Rev.* 48(4): 44-47.

JAKUS M.A., 1945 - The structure and properties of the trichocysts of *Paramecium. J. Exp. Zool.* 100: 457-476.

KOFOID C.A., 1909 - On *Peridinium steini* Jörgensen, with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridinae. *Arch. f. Protist.*, 16: 25-47, pl. II.

KRUGER F., 1930 - Untersuchungen über den Bau, die Funktion der Trichocysten von *Paramecium caudatum. Arch. f. Prot.* 72: 91.

LEWIS J. et BURTON P., 1988 - A study of newly excysted cells of *Gonyaulax polyedra* (Dinophyceae) by electron microscopy. *Br. Phycol. J.* 23: 49-60.

LEWIS R.J. et ENDEAN R., 1983 - Occurrence of ■ ciguatoxin-like substance in the spanish mackerel *(Scomberomorus commersoni). Toxicon* 21: 19-24.

LIVOLANT F., 1982 - Dinoflagellate trichocyst ultrastructure. 1. The shaft. *Biol. Cell.* 43: 201-210.

LOEBLICH A.R. III., 1969 - The amphiesma or dinoflagellate cell covering. *Proc. North. Am. Paleontol. Convent.* 2: 867-929.

LOEBLICH A.R. III et INDELICATO S.R., 1986 - Thecal analysis of the tropical benthic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus. Marine Fish. Rev.* 48(4): 38-43.

LOEBLICH A.R. III et MORILL L.C., 1979 - Dinoflagellate cell wall structure and formation. *In:* 37th Ann. Proc. Electron Microscopy. Soc. Amer. BAILEY G.W. Ed., San Antonio, Texas.

MCMILLAN J.P., HOFFMAN P.A. et GRANADE H.R., 1986 - *Gambierdiscus toxicus* from the Caribbean: a source of toxins involved in ciguatera. *Mar. Fish. Rev.* 48(4): 48-52.

MILLER D.M., TINDALL D.R. et VENABLE C.W., 1990 - NMR spectroscopy of chlorophyll(s)-a isolated from *Gambierdiscus toxicus*. *In: Toxic Marine Phytoplankton.* Granéli E., Sundstrom B., Edler L., Anderson D.M. Eds. Elsevier-Science publishing Co., Inc., New York, 554p.

MORILL L.C. et LOEBLICH A.R., III., 1981 - The Dinoflagellate pellicular wall layer and its occurrence in the division Pyrrophyta. *J. Phycol.* 17: 315-323.

MORRIS J.G. Jr, LEWIN P., SMITH C.W., BLAKE P.A. et SCHNEIDER R., 1982 - Ciguatera fish poisoning: epidemiology of the disease on St. Thomas, U.S. Virgin Islands. *Am. J. Med. Hyg.* 31(3): 574-578.

NAKAJIMA I., OSHIMA Y. et YASUMOTO T., 1981 - Toxicity of benthic dinoflagellates in Okinawa. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* 47(8): 1029-1033.

PROVASOLI L., 1958 - Nutrition and ecology of protozoa and algae. *Ann. Rev. Microb.* 12: 279.

SAINT-MARTIN K., DURAND-CLÉMENT M. et BOURDEAU P., 1988 - Contribution to the study of the relations between macroalgae and *Gambierdiscus toxicus* Dinophyceae responsible for ciguatera. *Cryptog. Algol.* 9(3): 195-202.

SHEPARD D.C., 1969 - Axenic culture of *Acetabularia* in synthetic media. *In: Methods in Cell Physiology.* PRESCOTT D. Ed. Vol. 4, Academic Press, NY.: 49-63.

SHIMIZU Y., SHIMIZU H., SCHEUER P.J., HOKAMA Y., OYAMA M. et MIYAHARA J.T., 1982 - *Gambierdiscus toxicus*, a ciguatera-causing dinoflagellate from Hawai. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 48(6): 811-813.

SILVA E.S., 1956 - Contribution à l'étude du microplancton de Dakar et des régions maritimes voisines. *Bull. Inst. Français d'Afrique Noire*, Série A: 335-371.

SOURNIA A., 1986 - *Atlas du phytoplancton marin. I. Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées et Raphidophycées.* CNRS Ed., Paris: 219p.

SPERO H.J., 1987 - Symbiosis in the planktonic foraminifer, *Orbulina universa* and the isolation of its symbiotic dinoflagellate *Gymnodinium beii* sp. nov. *J. Phycol.* 23: 307-317.

STEIDINGER K.A., 1983 - A re-evaluation of toxic dinoflagellate biology and ecology. *In:* Progress in Phycological Res. Vol. 12. ROUND and CHAPMAN, Eds. Elsevier Sci. Publ.: 157-168.

TAYLOR F.J.R., 1979 - A description of the benthic dinoflagellate associated with maitotoxin and ciguatoxin, including observations on hawaiian material. *In: Toxic Dinoflagellate Blooms.* D.L. Taylor and H.H. Seliger Eds. Elsevier/ North-Holland, New-York, 505p.

TAYLOR F.J.R., 1980 - On Dinoflagellate evolution. *Biosystems* 13: 65-108.

TAYLOR F.J.R., 1985 - The distribution of the dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* in the eastern Caribbean. *In:* Proceedings of the Fifth Int. Coral Reef Congress, Tahiti, GABRIE C. and SALVAT B. Eds. Antenne Museum EPHE: 423-428.

TIMPANO P. et PFIESTER L.A., 1985 - Fine structure of the immobile dinococcalean *Cystodinium bataviense* (Dinophyceae). *J. Phycol.* 21: 458-466.

TINDALL D.R., DICKEY R.W., CARLSON R.D. et MOREY-GAINES G., 1984 - Ciguatoxigenic dinoflagellates from the Caribbean Sea. *In: Seafood Toxins.* E. RAGELIS Ed., Am. Chem. Soc. Symp. Ser. 262. Wash., D.C.: 225-240.

YASUMOTO T., INOUE A., OCHI T., FUJIMOTO K., OSHIMA Y., FUKUYO Y., ADACHI R. et BAGNIS R., 1980 - Environmental studies on a toxic dinoflagellate responsible for ciguatera. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* 46(11): 1397-1404.

YASUMOTO T., NAKAJIMA I., BAGNIS R. et ADACHI R., 1977 - Finding of a dinoflagellate as a likely culprit of ciguatera. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* 43(8): 1021-1026.

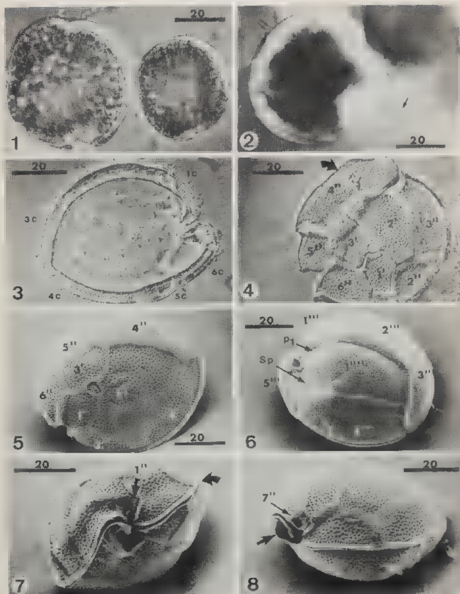
LÉGENDES DES FIGURES

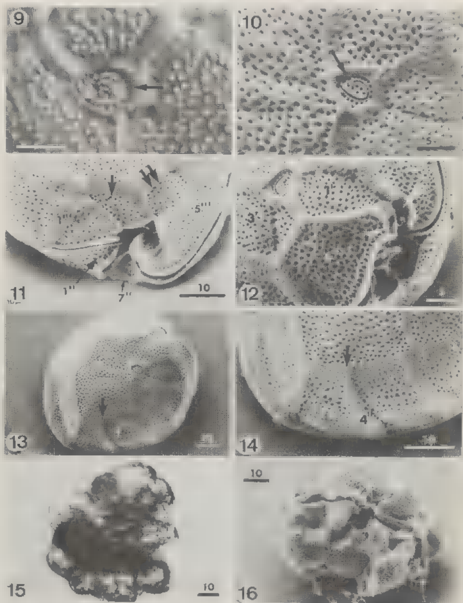
Figures 1 à 8: *Gambierdiscus toxicus* Adachi et Fukuyo. - Fig. 1: vue d'ensemble de deux cellules de tailles différentes (microscopie photonique à contraste interférentiel). Fig.2: vue d'ensemble d'une cellule avec le flagelle sulcal (flèche simple) et le flagelle cingulaire (flèche double) (microscopie photonique à contraste interférentiel). Fig. 3: vue d'une hypothèque vide montrant le rebord du cingulum et les six plaques constitutives (microscopie photonique à contraste interférentiel). Fig. 4: vue d'une épithèque légèrement dissociée avec la plaque 4" dédoublée (flèche); la numérotation des plaques correspond à la notation de Kofoïd (1909) (microscopie photonique à contraste interférentiel). Fig. 5: vue d'une épithèque (M.E.B.). Fig. 6: vue d'une hypothèque (M.E.B.). Fig. 7: cellule vue de face (M.E.B.); la flèche courbe montre le cingulum. Fig. 8: cellule vue de profil (M.E.B.); la flèche épaisse montre le sulcus. - les valeurs des échelles sont exprimées en micromètres.

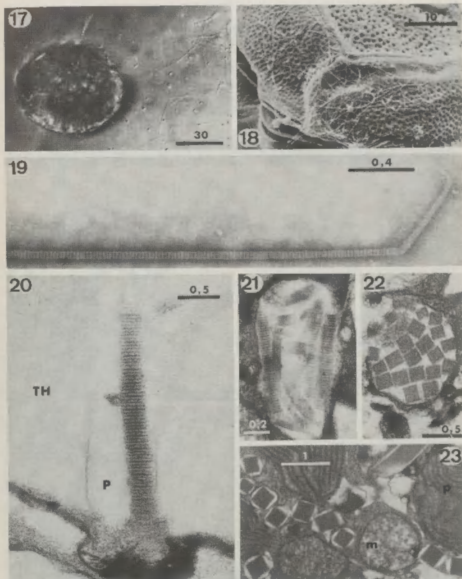
Figures 9 à 16: *Gambierdiscus toxicus* - Fig. 9 et 10: détail de la plaque porale apicale (9: microscopie photonique à contraste interférentiel; 10: M.E.B.). Fig. 11: détail de la région sulcale de l'hypothèque montrant les plaques p1 (flèche épaisse simple) et Sp (flèche épaisse double) (M.E.B.). Fig. 12: détail de la région sulcale de l'épithèque montrant les plaques 1" (grande flèche blanche) et 7" (petite flèche blanche) (M.E.B.). Fig. 13: vue d'ensemble d'une épithèque montrant le dédoublement de la plaque 4" (flèche) (M.E.B.). 14: détail de la plaque 4" dédoublée (la flèche indique la zone de segmentation de la plaque en deux) (M.E.B.). Fig. 15 et 16: vue d'ensemble d'une cellule tératogène (15: microscopie photonique à contraste interférentiel; 16: M.E.B.). - Les valeurs des échelles sont exprimées en micromètres.

Figures 17 à 23: *Gambierdiscus toxicus*. - Fig. 17: vue d'une cellule traitée à la dibucaïne montrant, à droite, de nombreux trichocystes déchargés (microscopie photonique à contraste de phase). Fig. 18: portion de la thèque sur laquelle adhèrent de nombreux trichocystes déchargés (M.E.B.). Fig. 19: extrémité apicale d'un trichocyste déchargé (M.E.T., coloration négative). Fig. 20: base d'un trichocyste déchargé, en place dans un pore (P) de la plaque thécale (TH) (M.E.T., coupe longitudinale). Fig. 21: vésicule renfermant plusieurs (?) trichocystes en coupe longitudinale (M.E.T.). Fig. 22: vésicule renfermant plusieurs (?) trichocystes en coupe transversale (M.E.T.). Fig. 23: fragment de cellule montrant plusieurs trichocystes en coupe transversale, chacun dans une vésicule indépendante, un autre en coupe longitudinale (en haut à droite), plusieurs morceaux de plastes (P) et deux mitochondries (M). Les valeurs des échelles sont exprimées en micromètres.

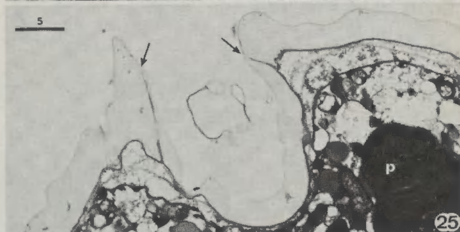
Figures 24 à 26: *Gambierdiscus toxicus*. - Fig. 24: coupe transversale dans la partie périphérique d'une cellule, montrant la membrane externe (flèche simple), la membrane externe de la vésicule thécale (flèche double), la plaque thécale (TH) et la membrane interne de la vésicule thécale (flèche triple) (M.E.T.). Fig. 25: coupe transversale d'une cellule dans la région du cingulum. Les flèches montrent les sutures entre les plaques (M.E.T.) p=plaste. Fig. 26: coupe transversale d'une cellule dans la région du sulcus, montrant de nombreuses sutures (flèches) entre les plaques (M.E.T.). - Les valeurs des échelles sont exprimées en micromètres.

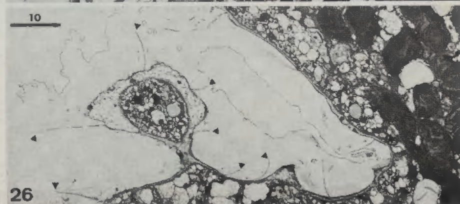

20
1
2
20
20
1c
3c
6c
4c
5c
3
20
4''
2'
3''
5'''
3'
1'
6''
2''
4
4''
5''
3'
6''
20
5
20
1'''
2'''
p1
Sp
5'''
3'''
6
20
1''
7
20
7''
8


9
10
5
11
1''
7''
5'''
10
12
3'
1'
13
14
4'
15
10
16
10


17
30
10
18
19
0,4
20
0,5
TH
P
21
0,2
22
0,5
23
1
P
m









Commission paritaire 16-1-1986 - N° 60590
Dépôt légal n° 15580 - Imprimerie de Montligeon
Sortie des presses le 21 mai 1991
Imprimé en France
Éditeur : A.D.A.C. (Association des Amis des Cryptogames)
Président : R. Baudoin; Secrétaire : D. Lamy
Trésorier : J. Dupont; Directeur de la publication : H. Causse